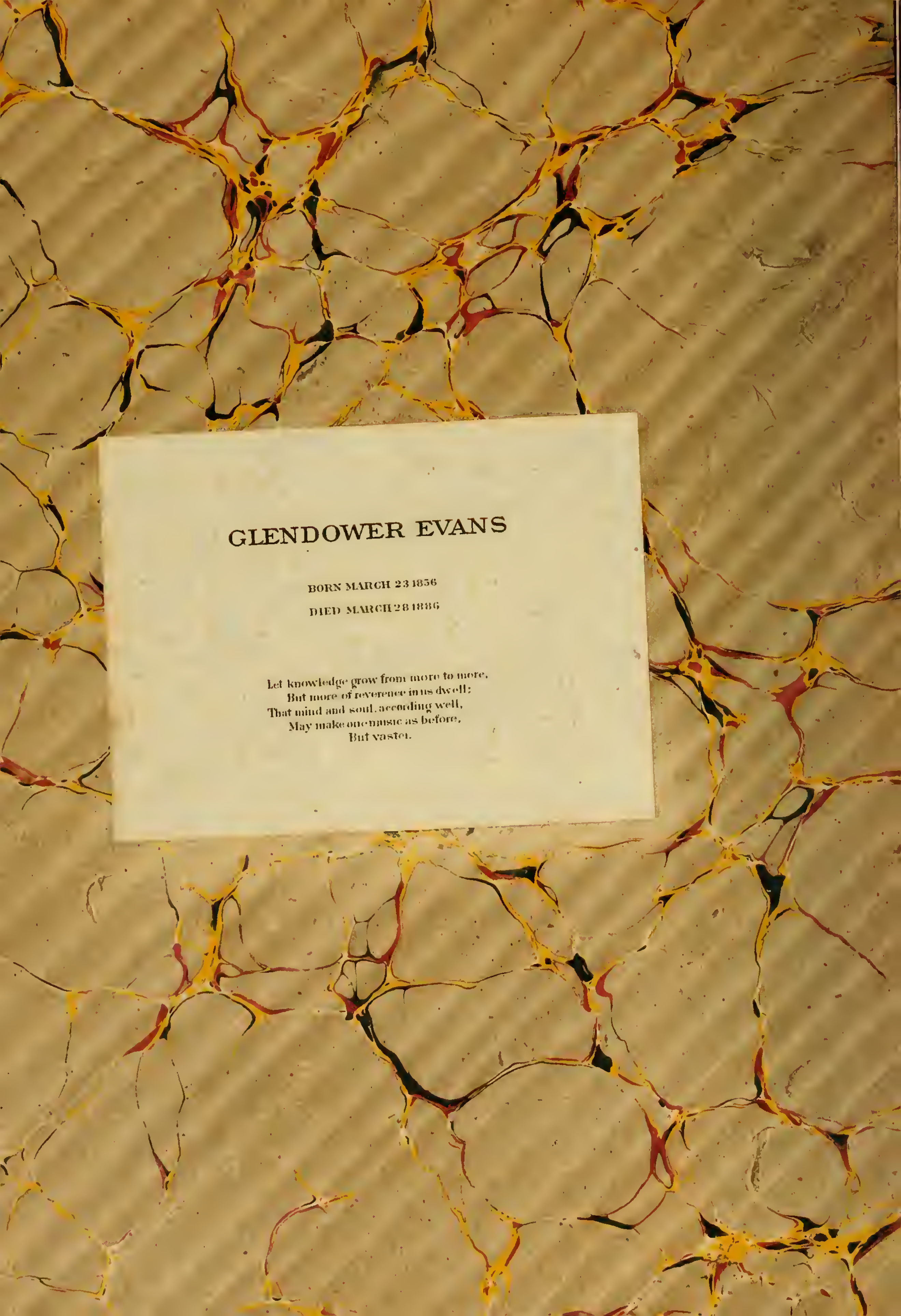


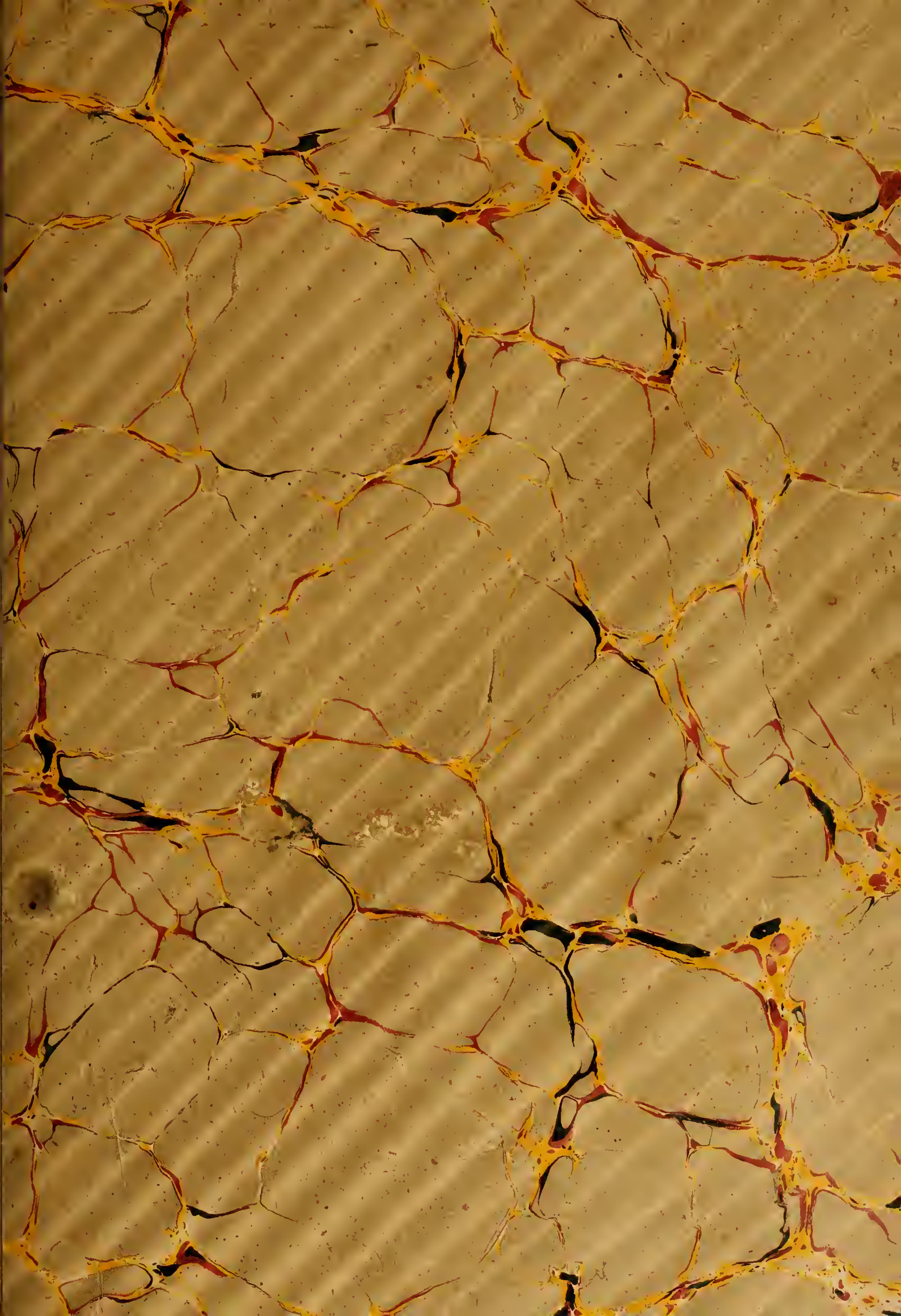


GLENDOWER EVANS

BORN MARCH 23 1856

DIED MARCH 28 1886

Let knowledge grow from more to more,
But more of reverence in us dwell;
That mind and soul, according well,
May make one music as before,
But vaster.



GLENDOWER EVANS

BORN MARCH 23 1856

DIED MARCH 28 1886

Let knowledge grow from more to more,
But more of reverence in us dwell;
That mind and soul, according well,
May make one music as before,
But vaster.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE

CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BIOLOGIE CELLULAIRE, G. GILSON, PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE,
ET J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME II

Ir FASCICULE.

LOUVAIN
AUG. PEETERS, LIBRAIRE,
rue de Namur, 11.

GAND
H. ENGELCKE, LIBRAIRE,
rue de l'Université, 24.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

1949

INTRODUCTION

Pourquoi revenir sur un sujet qui a été récemment traité par plusieurs observateurs distingués, notamment par M. NUSSBAUM (1) et E. VAN BENEDEN (2)? Telle est la question que le lecteur se posera en lisant le titre de ce travail.

Notre justification est facile :

a) Les observations de NUSSBAUM et de VAN BENEDEN sont loin d'être concordantes ;

b) Les nôtres ne le sont pas davantage avec celles de ces honorables savants.

Dans ces conditions, il nous a paru utile de faire connaître les résultats auxquels nous sommes arrivé. Du choc des observations jaillira la lumière.

Chose singulière! Il semble que les phénomènes de la fécondation ne sont nulle part entourés de plus de clartés que chez l'*Ascaris megalocephala*. Aux yeux de E. VAN BENEDEN, les œufs de cet ascaride constituent un objet incomparable pour l'étude de ces phénomènes. Depuis 1881, époque à laquelle remontent nos premières observations, nous y avons nous-même recours chaque année pour montrer à nos étudiants la formation et l'expulsion des globules polaires. Et cependant, le désaccord le plus complet règne entre les observateurs! Non seulement chacun de nous arrive à des résultats différents, mais il voit des choses différentes, nous allions dire contradictoires. Nos collègues en biologie ne tarderont pas, sans doute, à décider de quel côté se trouve la vérité.

Nous diviserons ce travail en trois articles :

ARTICLE I. *La Vésicule germinative.*
ARTICLE II. *Le premier Globule polaire.*
ARTICLE III. *Le second Globule polaire.*

---

(1) M. NUSSBAUM : *Ueb. d. Veränderung. d. Geschlechtprod. bis z. Eifurchung:* Archiv. f. mik. Anat. 1884. t. XXIII. p. 155.

(2) E. VAN BENEDEN : *Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation de l'Ascaris megalocephala;* Archives de Biologie, t. IV, p. 265, 1883.— Publié en avril 1884.

ARTICLE I.

GENÈSE ET CONSTITUTION DE LA VÉSICULE GERMINATIVE.

§ 1. — La Vésicule germinative en général.

La vésicule germinative est le noyau de l'œuf.

Nos connaissances concernant le noyau se sont notablement accrues et perfectionnées depuis quelques années, grâce aux méthodes nouvelles et beaucoup plus précises dont la science s'est enrichie. Nos publications antérieures ont peut-être contribué, dans une certaine mesure, à déterminer expérimentalement quels sont les moyens d'investigation qu'il est nécessaire d'employer, pour élucider toutes les questions relatives à la constitution intime du noyau et des nucléoles.

Les moyens que nous avons préconisés sont les deux suivants :

1° L'application du vert de méthyle, additionné de 2 à 3 o/o d'acide acétique, autant que possible sur des matériaux frais, ou du moins sur des matériaux fixés par un réactif qui ne modifie, ni l'action de ce colorant, ni la constitution de l'élément nucléinien.

2° L'emploi des dissolvants de la nucléine d'une part, et des albuminoïdes de l'autre.

1° Ce n'est pas sans peine que nous sommes parvenu à démontrer que le vert de méthyle est, jusqu'aujourd'hui, le réactif spécifique par excellence, « *la pierre de touche de la nucléine du noyau* (1). » Pendant les deux années qui ont précédé la publication de la « *Biologie,* » nous avons appliqué sur les cellules les plus variées les matières colorantes les plus réputées, *en contrôlant soigneusement leur action par les dissolvants de la nucléine.* Les résultats de ce travail ont été consignés à vingt endroits différents de notre ouvrage (2); ils peuvent se résumer comme suit :

(1) *Biologie*, p. 148.

(2) Voir la *Biologie*, p. 114, 144, 148, 192, 210, 211, 243, etc.

a) Le vert de méthyle ne teint, au sein du noyau (1), que l'élément nucléinien; il laisse constamment incolores la membrane, le caryoplasma et les nucléoles plasmatiques;

b) Au contraire les carmins, l'hématoxyline, les anilines, la safranine, etc., sont des réactifs incertains et infidèles; ils peuvent en effet colorer indifféremment tous les éléments nucléaires, mais surtout les nucléoles plasmatiques, et parfois d'une manière plus intense que l'élément nucléinien lui-même. C'est pourquoi nous nous sommes élevé, à diverses reprises depuis lors, contre l'emploi exclusif de ces colorants dans l'étude du noyau. Leur action doit être sévèrement contrôlée avant que l'on puisse en déduire une conclusion scientifique; si ce contrôle fait défaut, tout est à refaire (2).

Ce contrôle est surtout indispensable lorsque les noyaux qui sont soumis à l'observation n'ont pas conservé leur organisation typique; tels sont, par exemple, les noyaux des œufs ou *vésicules germinatives*. Sans recourir aux dissolvants de la nucléine et des albuminoïdes ordinaires, l'observateur est dans l'impossibilité de se prononcer sur la nature des corps qui ont été colorés; il ne peut que deviner. Nous n'insisterons pas davantage sur ce point qui a été spécialement traité aux p. 241 et 242 de la *Biologie*.

La supériorité du vert de méthyle sur les autres colorants est incontestable. Depuis 1882 nous n'avons rencontré aucun corps coloré en vert au sein du noyau, qui ne fût soluble, en totalité ou en partie, dans l'acide chlorhydrique concentré, le carbonate potassique, etc.; les indications qu'il fournit méritent donc toute confiance. Ce fait une fois établi, on comprend

(1) Nous disons : *au sein du noyau*, car nous avons eu soin de faire remarquer (*Biologie*, p. 148) que le vert de méthyle peut s'attacher à divers éléments cellulaires. Ainsi, par exemple, il colore en bleu intense les membranes végétales incrustées de lignine ou de subérine, certaines membranes animales dures et épaisses; il teint la soie fraîche et la tige des spermatophores des insectes avec autant de facilité que la nucléine elle-même. Parfois aussi il se fixe sur des enclaves du protoplasme, surtout après l'action des durcissants, et lorsque les objets ou les préparations n'ont pas été lavés avec soin. Ces faits n'enlèvent rien à la valeur du vert de méthyle comme réactif de la nucléine et du noyau qui la renferme.

(2) Voir principalement p. 242 et 248 de la *Biologie*, et p. 207 de la *Cytodiérèse*.

Dans une note récente : *Contrib. p. servir à l'hist. de la vés. germ.;* Bullet. de l'Ac. roy. de Belg. 1886, n° 1; tirage à part, CH. VAN BAMBEKE accepte nos deux conclusions. Il reconnaît avec nous la valeur spécifique du vert de méthyle, p. 8, et l'insuffisance des autres colorants, p. 9 et 11, pour l'étude du noyau de l'œuf. En ce qui concerne ces derniers réactifs, il dit notamment, à la p. 11, — après avoir rappelé l'opinion de E. VAN BENEDEN (voir, plus loin, p. 9) qui considère le corpuscule germinatif de l'*Ascaris megalocephala* comme résumant en lui toute la substance chromatique de la vésicule, — « Sans doute, la coloration du corpuscule « germinatif par le carmin, sur laquelle se base, en grande partie, l'argumentation d'ED. VAN BENEDEN, ne « permet pas de conclure à la présence, dans cet élément, de la chromatine ou nucléine, telle du moins « qu'elle se présente dans la charpente des noyaux ordinaires. »

que nous ayons eu si souvent recours à ce réactif dans nos recherches, en prenant soin, toutefois, de contrôler son action, dans les cas douteux, par les dissolvants précités.

2° Les lignes qui précèdent prouvent suffisamment la nécessité de recourir au second moyen d'investigation : la dissolution de la nucléine et la digestion des albuminoïdes. Il y a longtemps que nous sommes convaincu de cette nécessité. Déjà en 1877 on appliquait journellement à notre laboratoire les dissolvants de la nucléine et des substances protéïques. L'*Aide-mémoire* que nous avons publié en juillet, 1879, (1) pour faciliter à nos étudiants les opérations microchimiques auxquelles ils devaient se livrer, ne laisse point de doute à cet égard. Après avoir donné, p. 83, le tableau (2) des espèces chimiques que nous considérons comme essentielles au protoplasme, nous passons en revue les principaux caractères microchimiques « *qui permettent de les déceler dans la cellule, sous le microscope.* » A propos des albuminoïdes typiques, vitelline et myosine, nous insistons sur leur *digestibilité dans l'acide chlorhydrique au millième*, et dans le chlorure de sodium au dixième. C'est en effet à ces réactifs, mais surtout au premier, que nous avions recours à cette époque pour enlever les albuminoïdes du protoplasme, et dégager le noyau au milieu de la cellule. Ensuite, après avoir déploré l'absence d'un bon réactif pour constater la présence de la lécithine, nous abordons la recherche de la nucléine. Qu'on nous permette de reproduire textuellement les quelques lignes du *Manuel*, p. 88, qui résument les caractères microchimiques de cette substance.

« Les *nucléines* se rencontrent partout dans le *nucleus* cellulaire. « HOPPE-SEYLER en a aussi démontré l'existence dans les cellules dépour- « vues de noyau, dans les champignons et les levures en particulier.

« Ces substances sont presque insolubles dans l'eau, *insolubles dans les* « *acides minéraux étendus* (solubles p. c. dans les acides forts), mais très « facilement solubles dans les alcalis très dilués, même dans l'ammoniaque.

« Dans une solution de sel marin, elles se gonflent et forment une masse « gélatineuse.

« Elles présentent d'ailleurs vis-à-vis de l'iode, de l'acide nitrique et du « réactif de MILLON les réactions des matières protéiques.

« Tous ces caractères permettent de distinguer assez facilement les nu- « cléines des lécithines et des *matières albuminoïdes elles-mêmes*.

---

(1) *Manuel de Microscopie à l'usage des élèves qui fréquentent l'institut micrographique à l'Université de Louvain.* Louvain, 1879.

(2) Ce tableau est reproduit dans la *Biologie*, p. 184.

« C'est peut-être à la *nucléine* que les noyaux doivent de se colorer par » le picrocarminate (1).

Ainsi, à une époque déjà ancienne, l'emploi des liquides digestifs et des dissolvants appropriés à l'étude du noyau nous était familier, à nous et à nos étudiants. Le nombre d'expériences combinées que nous avions faites avant 1879, à l'aide de l'acide chlorhydrique étendu, qui digère les albuminoïdes et respecte la nucléine, d'une part, et les dissolvants de la nucléine, de l'autre(2), était assez considérable. Nous pouvions sans hésitation émettre les deux assertions suivantes : 1° la nucléine se rencontre « *partout* » dans le noyau cellulaire; 2° c'est vraisemblablement à sa présence que le noyau doit de se colorer par les réactifs. Nous écrivions dans la *Biologie* :

« En 1871, Miescher fit une découverte qui marque dans l'histoire » chimique du noyau. Il trouva dans les noyaux des cellules du pus une » substance particulière qu'il appela *nucléine*, et dont il fit connaître les » propriétés remarquables. C'est en utilisant, dans l'étude du noyau, ces » indications sur les propriétés de la nucléine, en particulier sa solubilité » dans des alcalis dilués et les acides forts, que nous avons été amené (1879), » avant même que Flemming n'eût employé le mot chromatine, à émettre » l'opinion que la substance qui se colore dans le noyau n'est autre que la » nucléine de Miescher; et depuis lors, nous nous sommes servi exclusive- » ment de ce terme chimique pour la désigner dans nos leçons. Zacharias » est arrivé par la même voie à la même conclusion, en 1881-82. »

Était-ce là faire preuve de témérité, ainsi qu'on l'a timidement insinué? La réponse, aujourd'hui, est devenue facile.

Nous aurions pu aller plus loin, si nous avions été partisan des revendications de priorité. Car nous avons été le premier, croyons-nous, à appliquer d'une manière rationnelle et suivie la méthode des digestifs et des dissolvants à l'étude du noyau; nous avons été le premier également à démontrer expérimentalement par cette méthode microchimique, prise isolément, et abstraction faite de l'emploi des colorants, la *présence générale* de la nucléine dans le noyau cellulaire. Mais nous n'éprouvons que de la répugnance pour ces sortes de contestations.

---

(1) Nous ne connaissions pas encore le vert de méthyle; nous nous servions alors exclusivement de carmin. C'est là ce qui explique la forme dubitative de cette phrase; nous avions déjà remarqué en effet que les dissolvants de la nucléine n'enlèvent pas des noyaux des endospermes végétaux tous les corps colorés par le picrocarmin. Plus tard, nous avons reconnu que les corps résiduels étaient de nature plastino-albuminoïde.

(2) Nous faisions usage de potasse à 1 0/0, et d'acide chlorhydrique fumant, ou d'acide sulfurique anglais.

Nous avons voulu seulement insister sur un point que nous considérons comme essentiel : la nécessité d'appliquer simultanément à l'étude du noyau les deux procédés d'investigation dont nous venons de parler. Ces deux procédés se complètent et se contrôlent, et nous sommes intimement convaincu que, sans leur emploi, l'on ne peut arriver à la certitude dans un grand nombre de cas, souvent les plus intéressants.

On nous rendra du moins cette justice que nos recherches portent l'empreinte de cette conviction profonde. Rappelons seulement celles qui ont eu pour but d'élucider l'histoire, jusque là inextricable, des nucléoles (1), et celle non moins compliquée de la vésicule germinative (2).

C'est, en effet, grâce au vert de méthyle et aux dissolvants appropriés, que nous sommes parvenu à démontrer avec certitude l'existence de nucléoles de nature variée, en particulier de nucléoles plasmatiques, de nucléoles nucléiniens et mixtes, qu'il importait grandement de ne pas confondre plus longtemps. C'est aussi à l'aide de cette double méthode que nous avons abordé l'étude de la vésicule germinative dont la constitution est si intimement liée à celle de ces corps. Nous croyons avoir été le premier à faire cette tentative scientifique. L'avenir dira si nous l'avons fait avec succès.

Les principaux résultats de cette étude ont été nettement formulés dans la *Biologie* (3). Nous l'avons posé en principe : les corpuscules, ou taches germinatives, les nucléoles (en partie) des auteurs, en un mot les taches de WAGNER sont des *nucléoles nucléiniens*, et elles représentent la totalité de l'élément filoïde d'un noyau ordinaire ; tout le restant de la vésicule constitue sa portion plasmatique, son caryoplasma.

Nous avons apporté plusieurs ordres de preuves à l'appui de cette assertion.

a) La coloration franche (c'est-à-dire en vert typique du réactif) de ces corps par le vert de méthyle (4).

---

(1) *Biologie*, p. 203, 236, 248 à 250. — *Cytodiérèse*, p. 207.

(2) *Biologie*, p. 222 et suivantes; p. 241, 242, 248. — *Cytodiérèse*, p. 203 à 208; p. 405, note (3).

(3) *Biologie*, p. 222, 224 et 242.

(4) L'intensité de la coloration varie d'un animal à l'autre, et parfois d'une vésicule à l'autre, de mêm qu'elle varie de noyau à noyau dans les tissus, souvent sans qu'on puisse en soupçonner la raison. Il est des vésicules, comme il est des noyaux ordinaires, qui ne se colorent que peu ou point par le vert de méthyle ; v. WIELOWIEJSKI (l. c. infra) et VAN BAMBEKE en font justement la remarque. Mais on ne peut tirer de cette absence de coloration aucune conclusion en faveur de la disparition progressive ou de l'absence de la nucléine dans les taches de WAGNER, comme semble le faire v. WIELOWIEJSKI. C'est alors le cas, ou jamais, d'employer les autres réactifs de la nucléine, avant de se prononcer. Un réactif colorant peut ne pas produire son effet pour une foule de raisons, Ensuite il ne faudrait pas trop se hâter de généraliser l'inefficacité du vert de mé-

b) Leur insolubilité dans le liquide digestif artificiel;

c) Leur solubilité dans. l'acide chlorhydrique concentré, le carbonate potassique, les bases diluées;

d) Leur genèse à l'aide du boyau nucléinien primitif.

Nous avons eu soin d'ajouter que l'on trouvait également parfois, dans le noyau des œufs, des *nucléoles plasmatiques*, insolubles dans l'acide chlorhydrique concentré, ne prenant pas trace de vert de méthyle, et se digérant aisément, à part leur réticulum plastinien.

Dans la *Cytodiérèse*, nous sommes revenu sur ce sujet, en particulier sur la genèse et la constitution filamenteuse et pelotonnée de certaines taches de WAGNER, ainsi que sur les résultats que l'on obtient par l'application des digestifs artificiels et des dissolvants de la nucléine sur ces taches (1). Ces nouvelles observations n'ont fait que confirmer, en les généralisant, celles que nous avions faites antérieurement.

Les pages qui suivent fournissent un nouvel appui des plus solides à notre thèse. Car il n'existe peut-être point d'objet qui se prête plus avantageusement à l'étude de la constitution et de la genèse des taches germinatives que les œufs de l'*Ascaris megalocephala*.

Nos observations présentent d'autant plus d'actualité que des savants distingués ont émis récemment des doutes sur la nature nucléinienne des taches de WAGNER (2); ZACHARIAS va même jusqu'à les assimiler aux nucléoles ordinaires, c'est-à-dire à nos *nucléoles plasmatiques* (3). La constitution du noyau de l'œuf est donc de plus en plus controversée. Ce qui se voit sur l'ascaride du cheval n'est pas favorable aux manières de voir de v. WIELOWIEJSKI et de ZACHARIAS; nos observations antérieures nous obligeaient d'ailleurs à les considérer comme peu fondées.

---

thyle sur les taches de WAGNER; nous en connaissons un certain nombre qui se colorent intensément sous l'influence de ce réactif : l'*Ascaris megalocephala* va nous en fournir un nouvel exemple des plus démonstratifs. Il nous est arrivé assez rarement de ne pas obtenir au moins une teinte suffisante pour indiquer où se trouve l'élément nucléinien dans la vésicule germinative; c'est aux liquides digestifs et aux dissolvants de la nucléine qu'il faut recourir nécessairement pour achever la démonstration. Il ne paraît pas que v. WIELOWIEJSKI, ait fait usage de ces réactifs; on ne pourrait donc rien conclure de ses observations. Nous croyons qu'il n'est pas autorisé à écrire ce qui suit : « Das echte *Chromatin* schwindet nach und nach aus dem Kerne, sich viel- « leicht direct in die andere, in typischen Keimbläschen vorfindende und in Methylgrün nicht färbbare Sub- « stanz umwandelnd; Zool. Anz. 29 juin 1885. »

(1) *La Cytodiérèse chez les Arthropodes*; déc. 1885, 2d fascicule de la Revue « *La Cellule*; » p. 203 à 208 et p. 405. Voir surtout la note (3) de la p. 405, concernant l'action des dissolvants sur les taches germinatives, et la disparition éventuelle ou la transformation de la nucléine pendant la maturation de l'œuf.

(2) V. WIELOWIEJSKI : Biol. Centralblatt, t IV, 1884, p. 360 et sqq. — Zool. Anz., 29 juin 1885.

(3) ZACHARIAS : *Bericht. d. deutsch. bot. Gesellsch.* 1885; tirage à part. — La note de ZACHARIAS est tellement succincte qu'on pourrait difficilement juger de la portée et de la valeur de ses observations.

§ II. La vésicule germinative de l'Ascaris megalocephala.

Il nous a paru utile, avant d'entreprendre l'histoire des métamorphoses de la vésicule germinative de l'*Ascaris*, de dire un mot de la genèse des taches de WAGNER qu'elle renferme, d'autant plus que ce point n'a pas été traité jusqu'ici avec toute la précision désirable. M. NUSSBAUM se contente de dire que le contenu colorable du noyau des œufs jeunes s'émiette de plus en plus, et se ramasse, dans les œufs plus âgés, en deux ou trois sphérules amorphes, les taches germinatives. E. VAN BENEDEN n'en parle pas spécialement; il prend comme point de départ de son travail les œufs de la partie inférieure de l'ovaire, dans lesquels les taches de WAGNER sont déjà formées. Ce savant n'admet d'ailleurs qu'une tache de WAGNER, qu'il appelle corpuscule germinatif (1).

Au début de nos observations (1881), nous avions déjà constaté l'origine et la multiplicité des taches de WAGNER chez l'*Ascaris megalocephala*; notre *Prospectus*, publié en avril, 1883, en fait foi(2). Nous y avons représenté quelques œufs, dessinés antérieurement, dont la vésicule est munie de deux à quatre nucléoles nucléiniens : FIG. **205** *a*, *b*, *c*; FIG. **215**, 1, 2, 3. La légende de la FIG. **205** est ainsi conçue : « *a : œuf très jeune avec son noyau volumineux dont le boyau de nucléine s'est résolu en trois sphérules improprement appelées nucléoles, et dont le plasma est délicatement réticulé.* » On ne pouvait formuler plus nettement la provenance et la nature des taches de WAGNER. Malheureusement, en 1881, nous faisions encore usage de carmin qui colore les nucléoles plasmatiques(3) aussi bien que les taches de WAGNER, et nous nous étions alors borné à l'application de l'acide chlorhydrique comme dissolvant de la nucléine(4). Ces deux procédés nous avaient fait croire que ces taches sont en nombre variable, de deux à quatre; tandis que, en réalité, elles sont toujours au nombre de deux : ainsi que nous l'ont démontré les recherches récentes que nous avons entreprises, après la publication de la *Cytodiérèse*, dans le but de compléter ces premières données. Nous allons exposer brièvement les résultats auxquels ces nouvelles observations nous ont conduit; elles confirment pleinement nos conclusions principales : les taches

(1) E. VAN BENEDEN; l. c., p. 326, 501, et passim.

(2) *Prospectus de la Biologie cellulaire*; Lierre, 8 avril 1883, p. 10. — Ce prospectus est donc antérieur d'une année aux publications de NUSSBAUM et de VAN BENEDEN.

(3) Nous verrons en effet plus loin que la vésicule germinative de l'*Ascaris* renferme normalement des nucléoles plasmatiques.

(4) Voir, plus loin, la note (1) de la p. 10.

germinatives dérivent du boyau de nucléine; elles représentent, à elles seules, l'élément nucléinien de la vésicule, et elles sont toujours multiples.

I.

La partie supérieure de l'ovaire de l'*Ascaris megalocephala* est remplie d'œufs très petits, présentant un noyau typique, déjà pourvu de nucléoles plasmatiques (1), et subissant, du moins à un moment donné, la cinèse ordinaire (2). Nous n'avons pu déterminer avec certitude le nombre des bâtonnets de leur couronne équatoriale; ils nous ont paru être au nombre de huit. La couronne est creuse, c'est-à-dire que tous les bâtonnets sont rangés en cercle à la périphérie du fuseau.

Plus bas, on ne trouve plus de cinèse. Les œufs grandissent et s'allongent. Leur noyau est alors constitué comme celui des œufs plus jeunes, FIG. **1** et **2**. On aperçoit un boyau nucléinien, irrégulier, bosselé, apparemment continu et présentant assez souvent, dans une certaine position de l'œuf, des circonvolutions grossièrement parallèles, marquant, selon nous, la direction de l'axe organique du noyau (3). Le boyau se colore intensément et avec

(1) Ces nucléoles ne se colorent nullement par le vert de méthyle. Dans les jeunes œufs, ils disparaissent presque totalement dans la liqueur digestive artificielle, mais il n'en est plus de même sur les œufs agés, par exemple sur ceux qui se trouvent au milieu des œufs fécondés, mais dans lesquels les spermatozoïdes n'ont pas pénétré. Les nucléoles y sont beaucoup plus résistants, plus riches en plastine; après 36 heures de digestion, la plupart sont encore facilement discernables à leur aspect brillant. Ce fait vient à l'appui d'une opinion émise dans la Biologie, p. 249, contredite à tort par ZACHARIAS (*Ueber den Nucleolus*; Bot. Zeit., 1885) : la plastine semble augmenter avec l'âge dans les nucléoles.

Les dissolvants de la nucléine n'attaquent pas les nucléoles dont nous parlons. Cependant nous devons faire observer que les acides concentrés désorganisent les œufs et les dissolvent en grande partie; il est difficile alors de distinguer les nucléoles dans le noyau ratatiné. Mais en employant le carbonate potassique les œufs sont respectés, et l'on voit clairement que les nucléoles persistent, tandis que la nucléine est extraite des taches de WAGNER.

(2) Nous apportons cette restriction, parce que nous avons trouvé, comme NUSSBAUM, de nombreux noyaux en sténose au sommet de l'ovaire. Malheureusement nous n'avons pu constater si la sténose du protoplasme s'y fait également, à cause des difficultés qu'un filament aussi mince oppose à la dissociation à l'aide des aiguilles.

Ce qui est certain c'est que les œufs de l'*Ascaris megalocephala* se divisent par sténose, d'une manière sporadique sans doute, après que la cinèse a cessé de s'y manifester. Nous avons rencontré en effet au moins une vingtaine de vésicules et une quarantaine d'œufs en voie de sténose. Les deux groupes nucléiniens s'éloignent en étirant la vésicule; ils sont réunis par un faisceau de filaments, qui rappelle le fuseau de séparation dont il sera question plus loin. Ensuite la vésicule s'étrangle dans un plan perpendiculaire à la direction du faisceau. On ne trouve que quatre bâtonnets dans chacun des nouveaux noyaux; les bâtonnets primitifs ne se divisent donc pas, Nous dirons à la fin de ce mémoire que ces noyaux, sont capables de cinèse, après la pénétration des spermatozoïdes.

(3) On peut voir dans la *Cytodiérèse*, p. 296, 347, ce que nous entendons désigner par *pôles* et *axe* organiques du noyau.

la plus grande facilité par le vert de méthyle. Les nucléoles plasmatiques, *np*, y existent comme auparavant.

Bientôt le boyau devient plus apparent; il semble s'épaissir. Puis il se scinde en tronçons. Chose remarquable! tous ces phénomènes sont identiques à ceux qui marquent le début de la cinèse ordinaire. La FIG. 3 représente un œuf arrivé à cette période; on voit qu'il est encore très jeune. En *a*, il est dessiné avec 1/18,1; en *b*, avec 1/18,4. On peut compter les bâtonnets; ils sont au nombre de huit. Ce nombre est constant. Notons dès maintenant, comme moyen d'orientation, que ce chiffre restera invariable jusqu'àprès l'expulsion du second globule polaire. A un grossissement suffisant, FIG. 3 *b*, on constate que la nucléine, du moins après l'action des réactifs, n'est pas répandue uniformément dans tout le bâtonnet. Elle s'accumule surtout à sa périphérie; ce qui lui donne l'aspect d'un élément entrant en division longitudinale, division qui cependant n'aura jamais lieu, même aux deux cinèses subséquentes (1).

A l'étape suivante, les bâtonnets séparés se portent vers l'un des pôles organiques du noyau, où ils s'accumulent, en laissant à l'autre pôle un plasma hyalin, traversé par des filaments réticulés et incolores.

Un phénomène semblable se montre parfois au stade correspondant de la cinèse (2).

Enfin les bâtonnets se séparent en deux groupes, FIG. 4 et 5; chacun de ceux-ci est invariablement composé de quatre bâtonnets, soit droits, soit courbés, et généralement disposés sans ordre marqué.

On aperçoit alors plus facilement les nucléoles plasmatiques, *np*, au sein du caryoplasma dégagé, FIG. 5.

Le lecteur a compris que nous venons d'esquisser la transformation du noyau typique de l'œuf en vésicule germinative. Chez l'*Ascaris megalocephala*, cette transformation est des plus simples :

Le boyau nucléinien se scinde en huit tronçons qui se séparent en deux groupes égaux pour constituer les deux taches de WAGNER.

La membrane nucléaire, le caryoplasma et les nucléoles plasmatiques ne subissent aucun changement pendant que ces phénomènes s'exécutent.

Avant d'aller plus loin, tirons, de ces faits intéressants, quelques conclusions qui s'indiquent d'elles-mêmes.

---

(1) Nous avons déjà fait observer ailleurs, (*Cytodiérèse*, p, 201), que l'apparition d'une bande hyaline au milieu des bâtonnets n'est pas un indice certain de division longitudinale.

(2) Voir *Cytodiérèse* : PL. II, FIG. 22 et 35; PL. IV, FIG 158 *a*.

1° La vésicule germinative représente un noyau ordinaire et typique, dans lequel l'élement nucléinien a subi, *seul*, une modification dans sa forme et sa manière d'être habituelle.

2° Les taches de WAGNER ne sont point des nucléoles ordinaires, c'est-à-dire des nucléoles plasmatiques; elles représentent au contraire tout l'élément nucléinien du noyau primitif, ainsi que nous l'avions formulé dans le *Prospectus*. L'application des réactifs le prouve autant que leur genèse : elles s'imbibent fortement de vert de méthyle, les dissolvants de la nucléine n'en laissent que l'étui plastinien, ou la paroi des bâtonnets, PL. II, FIG. **31***b*, FIG. **35***b* et **42***c*.

3° Il y a toujours *deux* taches de WAGNER, composées chacune de *quatre bâtonnets*.

4° Chez l'ascaride du cheval, les deux taches de WAGNER sont situées *latéralement par rapport à l'axe organique du noyau*, ou l'axe principal du fuseau futur, et non superposées sur cet axe.

5° Dans le cas présent, les phénomènes qui accompagnent la transformation du noyau originel en vésicule germinative peuvent être rapprochés de ceux que présente l'élément nucléinien pendant la première phase de la division cinétique.

II.

Une fois constituée, la vésicule germinative ne subit plus de modification notable jusqu'à la formation du premier globule polaire. Elle ne fait que s'accroître dans sa portion plasmatique, en suivant le développement de l'œuf. La portion nucléinienne reste ce qu'elle est. Seule elle continue à se colorer par le vert de méthyle (1); les deux groupes latéraux, *ni*, FIG. **4**, **5**, **6**; FIG. **13***b*, qu'elle forme, se maintiennent, et renferment constamment quatre bâtonnets; seulement, en règle générale, ils s'éloignent l'un de l'autre, à mesure que la vésicule elle-même prend de l'extension, FIG. **6** et **9**. Sur 50 à 60 individus que nous avons examinés, nous n'en avons trouvé que deux

(1) Nous n'avons jamais observé la moindre trace de coloration dans le noyau, en dehors de l'élément nucléinien. E. VAN BENEDEN, en se fondant sur l'action du carmin, pense qu'il y a aussi de la nucléine. dans le restant du noyau. « Cependant, dit-il p. 329, la chromatine ne paraît pas exister exclusivement dans « le nucléole. Il semble qu'il s'en trouve également, à l'état de dissolution, dans toute l'étendue de la vésicule « La facilité avec laquelle la vésicule tout entière se colore sous l'influence du picrocarmin semble le démontrer». Nous ne partageons pas cette opinion; on ne peut, nous l'avons vu, tirer aucune conclusion de l'action du carmin sur les éléments du noyau.

où les groupes nucléiniens fussent très rapprochés et presque confondus(1). En faisant mouvoir la vis du microscope, nous sommes cependant parvenu à les distinguer nettement sur un grand nombre d'œufs. C'est de l'un de ces ascarides que proviennent les FIG. **22** à **27**; nous y reviendrons plus loin.

Le volume, ni la forme, ni la disposition des bâtonnets ne sont soumis à des changements sensibles, pendant le développement de l'œuf et de la vésicule. Mais on peut mieux juger de ces caractères, parce que les bâtonnets se détachent davantage et deviennent plus distincts, lorsque les groupes sont plus éloignés. On aperçoit alors aisément que l'ordre qu'ils affectent est variable d'une vésicule à l'autre, et même d'un groupe à l'autre dans une même vésicule, et l'on se rend compte sans peine des aspects divers qu'ils présentent, suivant la position de taches de WAGNER par rapport à l'observateur.

Lorsque la vésicule est placée de telle sorte que le rayon visuel est perpendiculaire à la droite qui réunit les deux groupes de bâtonnets, FIG. **6** à **10**, ces groupes se montrent nettement séparés. Dans toute autre position, mais surtout dans la position opposée, les groupes se projettent l'un sur l'autre, comme dans la FIG. **11**. Il faut alors nécessairement faire mouvoir la vis pour constater qu'ils existent, et qu'ils sont placés à des hauteurs différentes.

Quant aux bâtonnets, leur aspect varie également suivant leur position relative. Cette position ne changera guère au sein du fuseau; c'est pourquoi il nous suffira d'en parler une fois pour toutes.

Parfois les bâtonnets sont placés côte à côte et parallèlement les uns aux autres, FIG. **12**, **16**, **19***a*, etc., soit dans un même plan, soit dans des plans différents. Lorsque leurs extrémités sont recourbées, elles forment deux bandes superposées, apparemment constituées chacune par quatre sphérules, FIG. **19***a*, voire même par un bâtonnet simple si les têtes s'accolent sous l'influence des réactifs.

Souvent aussi les quatre bâtonnets sont jetés pêle-mêle dans les groupes, et alors le nucléole semble, à première vue, plus ou moins profondément lobulé, FIG. **8**, **10**, **19***b*, **20**, **21**, etc. En y regardant de plus près, sur les préparations soignées, on reconnaît chacun d'eux, et l'on constate qu'ils sont souvent croisés deux par deux, ou trois par un, FIG. **10**, **13**, **14** et **15**. D'autres

(1) Cette particularité pourrait expliquer comment il se fait que E. VAN BENEDEN n'a pas vu les deux taches de WAGNER, qui sont, en général, si évidentes. Mais faudrait-il admettre que ce savant ait borné ses observations à quelques *Ascaris* dans lesquels la séparation des groupes nucléiniens fût exceptionellement peu apparente?

fois, FIG. 34 et 36, on n'en voit que deux, placés soit en travers, soit en long ou suivant l'axe organique; dans ce cas, s'ils sont recourbés, ce qui est assez fréquent, on aperçoit deux groupes de deux globules superposés, représentant la tête ou le bout des éléments. Il suffit de presser la vis pour s'assurer que ces globules sont reliés deux à deux par le corps du bâtonnet. En outre il existe toujours alors deux autres bâtonnets, situés derrière les premiers; ils sont marqués en gris dans les FIG. 34, 36, 39, 42*a*. Enfin lorsque les extrémités des bâtonnets sont tournées vers l'observateur, on ne voit plus que quatre globules séparés, irrégulièrement distribués, ou groupés deux par deux, FIG. 25, 26, 31, 32, 47 etc., etc..

Ce sont, sans doute, ces apparences qui ont induit E. VAN BENEDEN en erreur dans tout le cours de son travail. D'après lui, le corps chromatique *unique* de la vésicule est formé de *globules*, qui ne sont que les *têtes* ou les *extrémités* de nos bâtonnets. Il en serait de même des deux disques, plaques, ou amas de semblables globules, dont il parle constamment à propos des figures caryocinétiques et des deux corpuscules polaires. Ces prétendus globules séparés sont toujours reliés entre eux, par le *corps* des bâtonnets, quel que soit le traitement auquel on ait eu recours, et nullement par un *ciment* quelconque, qui disparaîtrait, sous certaines influences, pour les mettre en liberté (1).

(1) Voici la description de E. VAN BENEDEN, p. 326 et 327, l. c.

« Je ne puis m'expliquer les aspects divers sous lesquels se présente le corpuscule germinatif..., qu'en ad-« mettant qu'il est formé de deux disques quadrilatères juxtaposés, composés chacun de quatre globules « chromatiques; ces disques sont reliés entre eux par une substance moins avide de carmin, incolore dans les « préparations fortement décolorées..... Tout semble indiquer que dans l'œuf mûr le nucléole se fragmente en « un certain nombre de globules, qui se groupent régulièrement de façon à former deux disques similaires adja-« ceuts. Mais l'adhésion entre les fragments est très faible; il en résulte qu'ils peuvent se détacher facilement « les uns des autres, Cela ressort avec évidence de l'examen des préparations alcooliques.... La substance qui « sert de ciment aux globules chromatiques, est moins avide de carmin que les globules eux-mêmes. Quand « elle n'est pas du tout colorée, les globules paraissent entièrement indépendants les uns des autres. D'autres « fois on voit les globules fixés aux extrémités de pédicules formés par le ciment .... etc »

A la p. 503, l'auteur dit également : « Dans le corpuscule germinatif il existe deux plaques nu-« cléolaires composés chacune de quatre globules chromatiques.

« Il en est de même de la figure ypsiliforme ».

Nous regrettons d'être obligé de nous inscrire en faux contre chacune de ces assertions. Elles reposent sur deux erreurs d'observation, à savoir : qu'il n'existerait qu'un corpuscule germinatif, et que ce corpuscule serait composé de globules, au lieu de bâtonnets. S'il n'y avait qu'une seule tache de WAGNER, elle renfermerait toujours, non pas huit, mais seize globules, les seize têtes ou extrémités de nos bâtonnets. La constitution de l'élément nucléinien a complètement échappé à E. VAN BENEDEN. C'est pourquoi cet élément est rendu d'une manière si imparfaite, si erronée même, dans la plupart des nombreuses figures qu'il a tracées de la vésicule, des images caryocinétiques, des globules polaires et du pronucleus femelle. On ne peut s'étonner de la différence profonde qui existe sous ce rapport entre nos figures et les siennes.

La forme générale de la vésicule ne nous a pas paru non plus changer, d'une manière notable, durant le développement de l'œuf; elle demeure subsphérique, légèrement ovoïde ou ellipsoïdale, assez souvent un peu aplatie suivant le diamètre qui relie les deux groupes nucléiniens.

Nous n'avons généralement pas observé *cette portion différentiée, ayant la forme d'une lentille biconvexe très épaisse et renfermant le corpuscule germinatif* (1), que E. Van Beneden appelle « *prothyalosome* », et à laquelle il fait jouer un rôle considérable dans la formation des figures cinétiques et des globules polaires.

Sans doute, nous avons remarqué maintes vésicules dont la forme « avait perdu de sa régularité », comme le dit Nussbaum, portant des bosselures plus ou moins nombreuses, des saillies et des sillons accentués à des degrés divers. Tous ces détails se voient d'ailleurs fréquemment sur le noyau des œufs des autres animaux. Mais, à en juger par l'ensemble de nos préparations, ces déformations sont accidentelles, car la plupart des vésicules conservent leur forme régulière et typique jusqu'à la pénétration du spermatozoïde, et même jusqu'à la cinèse.

Parfois aussi chacune des deux taches de Wagner s'entoure d'une légère auréole hyaline, fig. **13***b*; comme cela se voit assez souvent, non seulement dans les vésicules germinatives, mais dans les noyaux ordinaires qui renferment des nucléoles nucléiniens; nous avons déjà appelé l'attention sur cette particularité (2). Mais, sur les objets qui ont passé sous nos yeux, les massifs de bâtonnets étaient généralement plongés dans le caryoplasma ordinaire : témoins les fig. **6** à **12**, etc.. D'ailleurs lorsque l'auréole existe, elle disparaît comme telle, au début de la cinèse, ainsi que nous le dirons plus loin. Nous ne pouvons donc admettre l'existence du prothyalosome à titre d'élément différentié et essentiel de la vésicule, pouvant se maintenir durant les deux cinèses, et entrer dans la constitution des deux globules polaires.

---

(1) E. Van Beneden, l. c., p. 321 et suivantes.

(2) La *Cytodiérèse*, p. 351 et 352. Nous avons figuré ces auréoles hyalines dans le noyau quiescent des cellules testiculaires de la panorpe, Pl. III, fig. 82.

ARTICLE II.

LE PREMIER GLOBULE POLAIRE.

Nous nous sommes servi, dans l'étude des globules polaires, de matériaux frais et de matériaux durcis et conservés.

1° Un petit tronçon de l'ovaire extrait de l'animal est vidé sur le porte-objets dans une goutte légère de vert de méthyle qui conserve bien les œufs dans leur état naturel, et qui permet de les étaler convenablement sur le verre. Ensuite on fixe les œufs :

a) Soit par l'acide nitrique à 3 o/o, l'alcool au tiers et l'alcool à 70°; d'après la méthode détaillée par E. Van Beneden (1). Au lieu de maintenir les œufs pendant deux heures dans l'alcool au tiers, nous avons trouvé préférable, pour le maintien des figures caryocinétiques, de laver simplement la préparation avec cet alcool, jusqu'à ce que tout l'acide soit enlevé, puis, à diverses reprises, par l'alcool à 70°.

b) Soit par l'alcool absolu tenant en solution une quantité notable d'acide sulfureux (2). On fait aller et venir sur les œufs du porte-objets une forte goutte de cet alcool, jusqu'à ce que le vert de méthyle soit complètement décoloré; on lave ensuite avec soin pour enlever jusqu'à la dernière trace d'acide, qui nuirait à la coloration ultérieure.

Quelle que soit la méthode employée, nous colorons par le vert de méthyle. Nous avons déjà dit qu'il teint fortement les bâtonnets des groupes nucléiniens de l'*Ascaris*, à l'exclusion de tous les autres éléments du noyau et de l'œuf; les résultats qu'il fournit sont donc beaucoup plus nets que ceux de n'importe quel autre colorant.

On ajoute alors la liqueur glycérinée ou la liqueur de Ripart additionnée d'un peu de glycérine, et la préparation est achevée. On évite la trop grande coloration du champ, en entraînant, au besoin, l'excédant de vert de méthyle par la première goutte de la liqueur conservatrice;

(1) E. Van Beneden, p. 279, l. c.

(2) *La Cytodiérèse*, etc., p. 212.

mais il est bon de ne pas l'enlever entièrement, pour obvier à la décoloration éventuelle des bâtonnets.

2° Pour fixer et durcir les matériaux destinés à un usage ultérieur, on traite les ovaires :

a) Par l'acide nitrique à 3 o/o, comme on vient de le dire.

b) Par l'alcool sulfureux, dans lequel on laisse séjourner les objets pendant un temps variant de une à huit heures, suivant l'épaisseur de la membrane des œufs. Après les avoir lavés à plusieurs reprises, on les reporte dans l'alcool fort.

c) On peut aussi se servir de la liqueur au bichlorure de mercure, d'après la formule de Gilson (1). Les ovaires y sont maintenus de vingt minutes à une heure, puis lavés à grande eau, et conservés dans l'alcool.

Les œufs traités par l'une ou l'autre de ces méthodes se colorent d'ailleurs très bien par le vert de méthyle.

De ces divers réactifs c'est l'alcool sulfureux qui nous a donné les meilleurs résultats, sans doute pour ce double motif, qu'il n'introduit point d'eau dans les œufs et que l'acide sulfureux tue rapidement les cellules (2), en même temps qu'il les fixe, principalement dans leur élément nucléinien.

Notons, dès maintenant, que l'emploi de ces divers modes de préparation nous a conduit aux mêmes résultats essentiels, en tout ce qui concerne les figures des globules polaires. C'est là un point important sur lequel nous aurons à revenir. Néanmoins il est toujours préférable de se servir de matériaux frais, traités sur le porte-objets, soit par l'acide nitrique soit par l'alcool sulfureux, ainsi qu'il a été dit plus haut; les images nous ont toujours paru plus nettes et plus fidèles sur les matériaux frais que sur les matériaux conservés. En outre la méthode à l'alcool sulfureux respecte davantage les bâtonnets nucléiniens. Il semble que ces derniers se gonflent et se vacuolisent dans l'acide nitrique, aussi aqueux que celui qu'on emploie, et dans l'alcool au tiers; ce qui n'étonne pas, la nucléine se gonflant dans l'eau. Les bâtonnets ont alors une tendance à se fusionner apparemment et à former un magma lobulé. On peut cependant les compter encore dans la plupart des cas, principalement sur les préparations récentes, comme après le traitement à l'acide sulfureux.

(1) G. Gilson. *Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes.* Revue « La Cellule », p. 57.

(2) On sait que l'alcool seul tue difficilement les œufs de l'ascaride du cheval, à partir du moment où ils s'entourent d'une épaisse membrane qu'il a peine à traverser.

§ 1. Formation de la figure caryocinétique.

A un premier coup d'œil, les images de l'*Ascaris megalocephala* paraissent étranges et compliquées. Nous croyons cependant qu'il est aisé de les ramener aux figures ordinaires; c'est pourquoi nous nous servirons des termes habituels, pour en désigner les différentes parties. Nous appellerons *image*, ou *figure caryocinétique*, l'ensemble de la figure; *fuseau*, les faisceaux de filaments qui portent les groupes nucléiniens; *asters*, les diverses modifications du cytoplasme, en dehors du fuseau proprement dit. En usant d'un qualificatif nous marquerons suffisamment les diverses particularités que ces modifications peuvent présenter.

Avant d'entrer dans le détail des figures, nous ferons encore une remarque.

Il est incontestable que les images caryocinétiques varient d'aspect, aussi bien celles qui précèdent le premier globule, que celles qui préludent à la sortie du second. Un coup d'œil, même distrait, jeté sur nos planches, suffit pour s'en assurer. Nous venons de dire que ses variations ne sont pas le résultat des réactifs; en effet les préparations diversement traitées sur le porte-objets présentent les mêmes images, à la condition qu'elles soient prises sur le même ascaride; elles sont plutôt individuelles. Peut-être aussi sont-elles en rapport de dépendance avec la partie de l'ovaire où la fécondation s'opère. Nous n'approfondirons pas davantage la cause de ces différences. Disons seulement qu'aucune d'elles ne paraît essentielle; elles portent généralement sur des détails insignifiants, qui peuvent faire défaut. La principale de ces différences réside dans l'écartement plus ou moins considérable des deux groupes nucléiniens. En général, lorsque ces groupes sont nettement séparés dans la vésicule, ils le deviennent de plus en plus pendant la cinèse; tandis qu'ils demeurent beaucoup plus rapprochés l'un de l'autre dans la figure, quand ils sont peu distincts dans la vésicule elle-même. C'est du moins ce qui avait lieu dans les deux *Ascaris* susmentionnés. Les premières figures sont donc beaucoup plus développées, plus *ouvertes* que les secondes; et, comme d'ailleurs leur existence est beaucoup plus générale, nous les considérons comme les figures *typiques*.

I.

Le fuseau. — Sa constitution; ses modifications.

A) Nous parlerons en premier lieu des figures *ouvertes*, qui sont les plus achevées; nous dirons ensuite quelques mots sur les figures moins développées.

1° *Formation du fuseau; sa structure.*

a) La FIG. **6** représente la vésicule germinative dans sa forme et ses caractères typiques, à la maturité de l'œuf. Sur beaucoup de préparations, cette forme et ces caractères ne varient guère pendant la pénétration du spermatozoïde, ni même durant la marche de ce dernier à travers le protoplasme de l'œuf; il n'est pas rare en effet de rencontrer les FIG. **7**, **9**, etc. dans lesquelles la cellule mâle est, pour ainsi dire, en contact avec la vésicule, sans que celle-ci ait encore subi le moindre changement apparent. Nous avions déjà constaté ce fait lors de nos premières observations; on voit, en effet, dans les trois œufs de la FIG. **215**, 1, 2, 3 de notre *Prospectus*, des vésicules sphériques et à contour régulier. Dans la seule de ses figures (FIG. 28) qui correspond à cette étape, NUSSBAUM représente également une vésicule dont la forme n'est pas modifiée.

Cependant il n'en est pas toujours ainsi. Nous avons constaté çà et là, mais surtout sur les deux ascarides dont il a été question plus haut, p. 12, les déformations de la vésicule, signalées par E. VAN BENEDEN à divers endroits de son travail (1); mais nous ne pouvons y voir avec lui une sorte de phénomène physiologique, si nous comprenons bien la valeur de ce mot. Selon nous, ce ratatinement est dû à une cause mécanique, étrangère à la vésicule : au refoulement du cytoplasme par les vacuoles qui naissent alors, ou se marquent davantage dans son intimité, ainsi qu'on le verra plus loin; il est donc éventuel et, à nos yeux, sans importance.

Quoi qu'il en soit de ces déformations, la vésicule germinative ne tarde pas à entrer en mouvement.

Dans des cas assez nombreux, il nous a semblé que le caryoplasma devient d'abord plus hyalin, plus homogène. Cependant ce changement n'est pas toujours apparent; sa présence ou son intensité dépend peut-être de la rapidité plus ou moins grande avec laquelle s'exécute le phénomène suivant; nous voulons parler de la résolution de la membrane nucléaire.

Cette résolution marque d'une manière plus sensible le début de la cinèse. A en juger par la position qu'occupe le spermatozoïde dans l'œuf, il faut dire que ce second phénomène a lieu, ici un peu plus tôt, là un peu plus tard. Ainsi sur les FIG. **10**, **14**, **16**, **24**, la membrane a disparu en totalité ou en partie, bien que le spermatozoïde soit encore à la périphérie de l'œuf. Au contraire elle s'est maintenue jusqu'au contact de l'élément mâle

(1) E. VAN BENEDEN, l. c., p 323 et passim.

dans les FIG. 7 et 9. La FIG. 11 indique une étape intermédiaire. Il n'y a, comme on le voit, aucune règle sous ce rapport.

Quant à la manière dont la résolution se fait, elle est aussi variable. Tantôt elle se marque d'abord d'un côté seulement, FIG. 10 et 11, ou à deux pôles opposés, et l'on trouve encore parfois, au début du fuseau, des arcs granuleux que l'on peut rattacher à la persistance d'une portion de la membrane, FIG. 18 et 19*b*, en *x*. Ailleurs elle a lieu en même temps et d'une manière uniforme sur toute la périphérie, FIG. 16. Ici elle débute du côté du spermatozoïde, FIG. 10 et 12; là, du côté opposé, FIG. 11.

Aussitôt qu'une trouée s'est faite dans la membrane, le cytoplasme fait irruption dans le noyau. C'est du moins ce que l'on peut constater lorsque les granulations du protoplasme sont plus grossières, FIG. 10, 13*a*, et surtout lorsque les plaques vitellines se pressent à l'entour de la vésicule; on les voit assez souvent pénétrer jusqu'au centre du noyau, contre les bâtonnets nucléiniens, FIG. 23 et 24. Dans certains cas, l'on voit également les vacuoles s'accumuler au voisinage de ces derniers, FIG. 11 et 23. Les cordons plasmatiques prennent alors une direction radiale, à partir des taches de WAGNER, et, lorsque celles-ci sont très rapprochées, comme dans la FIG. 23, elles occupent le centre d'une étoile à rayons irréguliers et réticulés, simulant parfois un aster (1).

On remarquera dans les FIG. 10, 11, 13*a*, 14, 23, 24 que le caryoplasma et le cytoplasma font corps commun; au moment où la dissolution de la membrane est achevée, les deux groupes nucléiniens sont plongés directement dans le protoplasme ordinaire et homogène, FIG. 13, 23 et 24. Nous n'avons jamais découvert de prothyalosome à cette période.

On aperçoit parfois, il est vrai, une auréole claire entourant chacun des deux groupes de bâtonnets, et leur ensemble, quand ils sont rapprochés, ou vus en projection; mais cette auréole est due à la diffraction. Elle disparaît lorsque la mise au point est correcte, et l'on peut voir de semblables auréoles environnant les plaques vitellines voisines, quand on élève ou qu'on abaisse le tube, à partir de la mise au point exacte. Parfois aussi une vacuole cytoplasmatique, située en dessous du massif qui renferme les éléments nucléiniens,

(1) C'est cet aspect qui nous a trompé lors de nos premières recherches. La FIG. 217 du *Prospectus de la Biologie*, reproduite à la p. 186 de l'ouvrage, est identique aux figures dont nous parlons Elle représente donc, non pas l'étape qui précède la fécondation, comme nous l'avions pensé, mais celle qui précède l'apparition de la première figure polaire (notre FIG. 23). Nous tenons à rectifier nous-même cette interprétation, basée sur des observations incomplètes.

fait l'effet d'une auréole qui entoure ces derniers. En abaissant le tube du microscope on reconnaît facilement la cause de cette apparence trompeuse.

Bientôt l'influence du contenu du noyau se fait sentir; la place qu'il occupait devient hyaline et plus finement granuleuse. On voit en effet les granulations et les plaques vitellines elles-mêmes, lorsqu'elles existent, disparaître insensiblement, FIG. 14 et 25. L'étendue et les contours de cette zone hyaline sont d'abord soumis à des variations assez considérables. Tantôt elle ne dépasse pas les dimensions de la vésicule germinative primitive, et elle en conserve la forme, FIG. 16, ou bien s'allonge un peu, FIG. 17; tantôt elle s'étend dans les cordons avoisinants, FIG. 14, 15. Généralement sa forme indique assez bien le facies de la figure caryocinétique qui doit en sortir. Elle est assez souvent séparée du restant par une ligne granuleuse et nette, qui ferait songer à une membrane enveloppante, mais qui est occasionnée par l'alignement des granules du cytoplasme périphérique. Pour ne pas multiplier inutilement les gravures, nous nous permettrons de renvoyer le lecteur aux FIG. 46 à 50. Ces figures montrent des images caryocinétiques en voie de retour au protoplasme, avant la formation du premier globule polaire; néanmoins elles donnent une idée générale assez exacte des zones hyalines dont nous parlons.

b) Nous touchons au moment où l'image caryocinétique se dessine.

Les deux faits prédominants dans la formation du fuseau sont les suivants :

1° Le fuseau se forme toujours de façon à ce que son grand axe soit perpendiculaire, ou peu s'en faut, à la ligne qui joint les deux groupes nucléiniens;

2° Le fuseau, dès son origine, est typiquement constitué de deux moitiés distinctes, dont chacune correspond à un groupe de bâtonnets.

Les FIG. 15, 18, 19, 20 et 21 indiquent ces particularités, en même temps qu'elles montrent les détails de la formation du fuseau. Dans les FIG. 15 et 19 *b*, le fuseau est indiqué à la partie supérieure, tandis qu'il est encore rudimentaire, ou nul, au-dessous des bâtonnets. Dans les FIG. 19 *a* et 20, les deux moitiés du fuseau, portant chacune un massif de bâtonnets, sont nettement dessinées et séparées par un espace hyalin, le plus souvent dépourvu de filaments. On remarquera en *p*, FIG. 15, que le fuseau est tronqué aux extrémités, limité par un plateau (1), dans lequel les filaments se terminent

(1) Les plaques stellaires de E. VAN BENEDEN.

par un renflement; tandis que, dans les FIG. 20 et 33, les filaments se réunissent en un point unique. On aperçoit au sommet du fuseau de la FIG. 19 quelques corpuscules polaires, d'une grande ténuité, et interposés aux filaments des asters.

La FIG. 21 est intéressante en ce qu'elle fait voir la formation oblique du fuseau; celui-ci n'en présente pas moins deux moitiés qui rencontrent chacune une tache de WAGNER. Les deux extrémités sont terminées par un plateau.

Le fuseau n'est pas à section circulaire, il est aplati; cela résulte de ce qu'il est constitué de deux portions déjà plus ou moins séparées dès le début. Lorsque les deux groupes latéraux sont au point en même temps, dans un plan parallèle à celui de la table du microscope, le fuseau est vu à plat. Son diamètre, alors, est plus grand que le diamètre opposé, celui qu'il présente lorsqu'il est vu de champ. Dans cette dernière position, les deux groupes de bâtonnets se trouvent superposés sur le rayon visuel de l'observateur.

D'après ce que nous avons dit tout à l'heure, le fuseau est droit ou courbé, suivant qu'il se forme perpendiculairement ou obliquement à la droite passant par les deux taches de WAGNER. On reconnaît aisément sa forme sur les vues de champ, ou légèrement obliques, car dans cette position il doit paraître rectiligne (quoique bombé), FIG. 17, 18, 22, 37, etc., ou bien concavo-convexe, FIG. 21, 26, 27 *a* et *b*, suivant qu'il est droit ou incurvé. Cette dernière forme est assez fréquente; le degré de courbure y est variable.

Il est à peine nécessaire de faire observer que la manière de se présenter des groupes nucléiniens varie suivant la position du fuseau par rapport à l'observateur. Est-il à plat, les deux groupes sont vus en même temps, à une distance l'un de l'autre plus ou moins grande, suivant le degré d'ouverture du fuseau, comme cela se présente dans les FIG. 20, 31, 33, 34, 35. S'il est placé obliquement, FIG. 27*a*, 29, 36 et 38, les groupes paraissent plus rapprochés, et parfois superposés sur l'axe principal du fuseau, mais en tournant la vis on constate aisément qu'ils sont loin de se trouver dans un même plan. Enfin lorsque le fuseau est vu tout à fait de champ, FIG. 17, 18, 22, 37, etc., les deux groupes paraissent n'en former qu'un seul, parce que le supérieur se projette sur l'inférieur. Il est nécessaire de les amener successivement au point pour les reconnaître, et, quand le fuseau est très ouvert, il faut presser assez longtemps la vis pour découvrir le groupe inférieur.

Les divers aspects offerts par les bâtonnets, dans les groupes eux-mêmes, ont été décrits avec la vésicule germinative; nous n'avons pas y revenir.

Nous avons dit que le fuseau était souvent tronqué, terminé par un plateau. Ce plateau est plan ou, le plus généralement, un peu concave, à concavité tournée vers l'extérieur. Son aspect est granuleux. Selon nous, les granules qu'il porte ne sont pas indépendants du fuseau; ils représentent les extrémités un peu épaissies des filaments, unies latéralement, soit directement soit à l'aide de l'enchylème, comme dans les plaques cellulaires avec lesquelles les disques polaires ont une si grande ressemblance, FIG. **15**, **17**, **21**, etc.. Si le plateau est parfois visible avant les filaments, FIG. **15**, cela tient, probablement, à ce que les extrémités de ces derniers se marquent souvent en premier lieu, ainsi que nous l'avons fait remarquer dans la *Cytodiérèse*.

En général, le plateau est simple au moment où il prend naissance. Cependant nous ne voulons pas affirmer que chaque demi-fuseau ne puisse posséder un plateau distinct, quoique rapproché de son congénère. Au contraire, nous avons remarqué à diverses reprises des images qui semblaient accuser cette séparation originelle; telle est la FIG. **28**, dans laquelle les demi-plateaux inférieurs sont reliés par un cordon plasmatique. Mais il est difficile d'acquérir la conviction à cet égard, à cause de la rupture qui survient dans la suite, et dont nous parlerons à la p. 26.

Les plateaux ou les pôles du fuseau sont en contact immédiat avec le cytoplasme, ou bien ils sont surmontés de vacuoles, parfois assez étendues, comme il en existe dans les FIG. **15**, **20**, **21**, **27** *a* et *b*, **28**, **29**, soit d'un côté, soit des deux côtés à la fois.

Il n'est pas rare de trouver également de semblables vacuoles sur les parties latérales du fuseau, FIG. **14**, **15**, **20**, etc., etc..

En résumé, le fuseau s'élabore, moitié par moitié, au centre de la plage hyaline, et de constitution homogène, qui s'est formée sous l'influence du contenu de la vésicule, après la disparition de sa membrane et l'irruption du cytoplasme. Il se dessine à l'endroit même où se trouvait la vésicule, FIG. **15**, **17**, **18**, et, comme celle-ci renferme d'ailleurs une quantité de plasma plus que suffisante pour lui donner naissance, il est naturel d'admettre qu'il en dérive. Dans tous les cas, le réticulum plasmatique se transforme en filaments, *lesquels demeurent plongés dans l'enchylème hyalin ainsi dégagé* (1). Cet

(1) Nous avons traité récemment ces divers points avec l'attention qu'ils méritent. Nous nous permettons de renvoyer le lecteur aux pages 340 et suivantes de la *Cytodiérèse*.

enchylème se voit également aux bords du fuseau, mais surtout au centre, entre ses deux moitiés; il constitue sans doute ce que E. VAN BENEDEN continue à appeler prothyalosome à cette période (1); mais cette dénomination ne nous semble pas justifiée, ne fût-ce que pour cette raison que tout fuseau de division est plongé dans un semblable enchylème hyalin, plus ou moins accusé (2).

c) D'après l'esquisse que nous venons de tracer, l'élément nucléinien n'exécute aucun mouvement pendant cette période de la cinèse; les deux groupes qu'il forme occupent, dès le commencement, la zone équatoriale du faisceau qui les porte, et y restent stationnaires. E. VAN BENEDEN a bien vu ce détail. Quant à NUSSBAUM, il admet que les taches de WAGNER donnent naissance à quatre bâtonnets recourbés, qui s'ordonnent à l'équateur pour y subir la division longitudinale. Nos observations, on le voit, ne confirment pas sur ce point la manière de voir du savant de BONN. Il existe depuis longtemps deux groupes de quatre bâtonnets; ceux-ci ne subissent d'ailleurs aucun changement, ni aucune division.

2° *Modifications du fuseau.*

Occupons-nous maintenant des changements qui surviennent dans le fuseau après sa formation.

Nous venons de voir que la position des bâtonnets reste fixe à l'équateur. Néanmoins les deux groupes qu'ils constituent s'éloignent bientôt l'un de l'autre, latéralement et suivant la ligne qui les joint, en entraînant leurs filaments, et en les reportant à une distance, parfois très grande, du milieu de la figure cinétique. La portion hyaline centrale devient alors considérable; elle ne renferme jamais trace de filaments. On peut voir tous ces détails sur nos FIG. **31** à **36**. Ces figures prouvent que nous avons eu raison de rapprocher les images de l'*Ascaris megalocephala* de certaines images fournies par les cellules testiculaires des acridiens; elles n'en sont en effet que la copie fidèle. Aussi jugeons-nous inutile d'insister davantage sur leurs caractères (3).

(1) E. VAN BENEDEN le fait dériver du prothyalosome antérieur. Nous avons vu plus haut, p. 14, que ce corps ne nous paraît pas exister comme tel, et que, s'il existe, il disparaît au commencement de la cinèse, p. 18.

Rappelons que l'on aperçoit dans les figures ouvertes des sauterelles (*Cytodiérèse*, PL. II, FIG. 39 à 43), un plasma hyalin central, *identique* à celui de l'*Ascaris*.

(2) E. VAN BENEDEN dit à la page 605 de son travail : « Rien de semblable à l'hyalosome dans les figures caryo cinétiques. » Nous croyons qu'il n'y a, chez l'*Ascaris*, d'autre hyalosome que l'enchylème hyalin qui est commun à toutes les figures de division.

(3) Voir la *Cytodiérèse* : p. 259 et 260, note (2), PL. II, FIG. 39 à 43; et p. 357, note (1).

Notons cependant une différence entre ces figures; cette différence nous conduit d'ailleurs à parler d'une seconde modification du fuseau dans les *Ascaris*. Chez les acridiens, du moins dans les cas que nous avons observés, l'ouverture latérale du fuseau a pour effet de rectifier peu à peu ses filaments, et de les réunir en un faisceau perpendiculaire à l'axe de la figure primitive, et terminé par les massifs de bâtonnets; ceux-ci simulent alors des couronnes polaires ordinaires, bien qu'il n'y ait pas eu de retour vers les pôles. Il en est autrement chez l'*Ascaris*. La raison en est que les filaments du fuseau sont soudés l'un à l'autre, par leurs boutons, dans le plateau terminal. Lorsque la pression est suffisante, le fuseau doit se briser, ou bien le plateau lui-même doit s'écarteler. C'est en effet ce qui a lieu.

Nous avons représenté dans les FIG. **30**, **39**, **40**, **41** et **42** quelques-uns des cas qui se présentent assez communément, surtout chez certains individus. Dans la FIG. **30**, les deux moitiés du fuseau se sont nettement séparées à la partie supérieure, en s'incurvant largement en dehors, mais elles restent unies par l'autre plateau. Les FIG. **39** et **40** montrent mieux encore la dislocation violente que peut subir le fuseau. A la partie supérieure de la FIG. **39**, les deux moitiés se sont disjointes; celle de gauche est demeurée entière, mais celle de droite s'est scindée en deux portions, portant chacune deux bâtonnets. Enfin dans la FIG. **40** les deux moitiés se sont éloignées à l'extrémité supérieure, tandis que le plateau s'est ouvert en trois à l'autre extrémité; la partie médiane tient unis des filaments communs aux deux moitiés, et qui prennent nécessairement la forme d'un V.

La FIG. **42** marque un mode de scission que nous avons rencontré fréquement dans plusieurs individus différents. Les deux portions du fuseau se séparent à une extrémité, et sont reportées très loin l'une de l'autre, de façon à former à l'autre extrémité, où ils demeurent intimement unis, un angle très ouvert, approchant parfois de la ligne droite. Dans ce mouvement le plateau se replie sur lui même, ses bords se rapprochent et se confondent en une ligne ponctuée, simulant, à s'y méprendre, une plaque fusoriale. Cette similitude est d'autant plus grande que les deux amas de bâtonnets font alors l'effet de couronnes polaires, portées par un fuseau droit ou arqué, ainsi que cela se voit si souvent dans les cellules testiculaires des arthropodes (1).

Remarquons un dernier détail. Lorsque les deux moitiés disloquées sont reportées en ligne droite, FIG. **42***b*, la figure ressemble à notre FIG. **43** des acridiens. Cependant elle en diffère notablement. Le fuseau s'y continue,

(1) Voir surtout la PL. IV et V de la *Cytodiérèse*.

pour une moitié, au delà des groupes nucléiniens, aussi longtemps du moins qu'il ne se reconstitue pas en protoplasme ordinaire, ainsi qu'on le dira plus loin; tandis que, dans la figure des acridiens, les couronnes polaires occupent les extrémités du faisceau de filaments.

Nous verrons bientôt que ce sont les figures de cette sorte qui ont porté Nussbaum à admettre, chez l'*Ascaris megalocephala*, l'existence de couronnes polaires ordinaires et d'un fuseau simple (1).

On rencontre plus rarement un autre mode de scission du fuseau. Le plateau ne se déchire pas, sans doute parce que la soudure des filaments y est plus solide; mais lorsque le fuseau est très ouvert, comme dans la fig. **31**, ses filaments, étirés outre mesure, se brisent à l'équateur, près des masses nucléiniennes; celles-ci sont alors habituellement portées par une même moitié, l'autre, qui en est dépourvue, exige une certaine attention pour être aperçue dans le cytoplasme ovulaire, fig. **82** (2).

Il est assez étonnant que ni Nussbaum, ni Van Beneden n'aient parlé, à propos du premier globule polaire, des figures ouvertes que nous venons de décrire (3). Car nous les avons rencontrées sur tous nos *Ascaris*, avec des variations, sans doute, mais des variations insignifiantes, incapables de masquer leurs caractères essentiels. Il n'est pas moins surprenant que ni l'un ni l'autre de ces observateurs n'ait fait mention de leur rupture; en effet on remarque aussi fréquemment, surtout, à ce qu'il nous a paru, chez certains individus, la dislocation violente du fuseau; cependant, il est bon de le noter, toutes les figures ouvertes ne subissent pas cette dislocation.

B) D'autres fois, les images caryocinétiques sont beaucoup plus resserrées. Il en est surtout ainsi lorsque les taches de Wagner demeurent très rapprochées dans la vésicule germinative, ainsi que nous l'avons dit plus haut, à la p. 12. Les deux groupes nucléiniens, de même que les demi-fuseaux qui les portent, sont alors peu séparés, et par conséquent moins distincts;

---

(1) Nussbaum : l. c. Pl. X, fig 30 et 34. — Nussbaum n'a pas indiqué la fausse plaque fusoriale qui devait se trouver au milieu du fuseau qu'il représente.

(2) Cette figure a trait au second globule; mais les figures correspondantes du premier sont tellement identiques que nous avons jugé inutile de les reproduire.

(3) Nous avions déjà remarqué ces figures ouvertes lors de nos premières observations, mais sans en comprendre la signification. La séparation des éléments nucléiniens en deux groupes latéraux est nettement indiquée par la fig. 216, p. 11, du *Prospectus*. Sur cette figure, chacun des groupes est formé de deux disques superposés, semblables à ceux de Van Beneden. D'après nous, ces disques étaient le résultat d'une division équatoriale; ils représentaient les deux séries de nouveaux éléments s'acheminant vers les pôles. Aujourd'hui, nous savons que ces prétendus éléments ne sont que des portions de bâtonnets, vus obliquement ou par leurs extrémités.

nos FIG. **26** et **27** en donnent un exemple. Dans les cas extrêmes, on dirait que l'on a devant soi un faisceau unique de filaments et un seul groupe nucléinien, ainsi que l'admet en général E. VAN BENEDEN. En parcourant les planches de cet auteur, qui ont rapport au premier globule, il semblerait en effet qu'il n'a pas rencontré d'autres figures que ces figures peu développées en largeur. Cependant, pour ce qui nous regarde, nous ne les avons trouvées, en grand nombre, que dans deux individus sur soixante, encore devons-nous ajouter qu'un examen attentif nous a fait reconnaître assez aisément leur dualité, FIG. **26** et **27** (1).

C'est aux figures resserrées dont nous venons de parler que E. VAN BENEDEN a donné le nom de figures ypsiliformes, ou de figures en bilboquet(2).

Ce savant admet que « la figure chromatique ne subit guère de modi- » fications dans le cours des métamorphoses de la vésicule germinative. » Cette observation est exacte. Mais notre collègue se trompe en ce qui concerne la constitution de cette figure, comme il s'est trompé en décrivant celle du corpuscule germinatif. D'après lui, il n'existerait qu'un seul groupe chromatique, et ce groupe serait formé de « deux disques superposés, p. 443 », c'est-à-dire situés « à droite et à gauche du plan équatorial ou » médian p. 417 » de l'image cinétique. « D'habitude l'on voit quatre cor- » puscules dans chaque disque chromatique, quelquefois cependant leur » nombre est manifestement plus considérable, p. 443 ».

Nous venons de dire que les figures les plus resserrées possèdent deux demi-fuseaux, et deux groupes nucléiniens latéraux, composés chacun de quatre bâtonnets. Les têtes de ces derniers, à cause du rapprochement des groupes, peuvent simuler deux disques superposés de globules, ou de corpuscules chromatiques, qui seraient alors, invariablement, au nombre de seize. Mais ce ne sont là que des apparences.

Nous ne nous arrêterons pas davantage sur ces sortes d'images, leur constitution étant essentiellement la même que celle des images plus amples. Elles ne représentent qu'un cas particulier, assez rare d'ailleurs, des figures nettement dimidiées et typiques.

---

(1) Cette dualité nous paraît indiquée dans quelques figures de E. VAN BENEDEN : par exemple, dans sa FIG. 4, PL. XV, et dans sa FIG. 2, PL. XVI, bien qu'il les interprète tout autrement.

(2) E. VAN BENEDEN décrit longuement sa figure ypsiliforme : l. c., p. 412 et suivantes; nous y renvoyons le lecteur.

II.

Changements qui surviennent dans le cytoplasme : Asters.

Pour bien comprendre les transformations du cytoplasme, il faut se rappeler sa constitution au début de la cinèse. A ce moment les vacuoles s'accentuent nettement, et il s'en forme de nouvelles. Si l'on compare un œuf mûr avant la pénétration du spermatozoïde, avec un œuf qui va entrer en cinèse, on constate généralement que ce dernier est plus vacuoleux. On y voit en effet un grand nombre d'enclaves aqueuses, souvent très volumineuses, qui repoussent le protoplasme environnant et le transforment en cordons, variables de forme et d'épaisseur (1). Ces cordons se rattachent au protoplasme qui entoure la vésicule, ou à la vésicule elle-même, et cela de la façon la plus diverse. Aussi la forme générale du massif protoplasmatique, dans lequel la vésicule est plongée, et où le fuseau s'élabore, change-t-elle notablement d'un œuf à l'autre, et d'un individu à l'autre, suivant la grandeur et la position des vacuoles, suivant le nombre, l'épaisseur et la distribution des cordons. On peut s'en convaincre en jetant les yeux sur nos figures : FIG. 8 à 24, FIG. 28, 29, etc. Ces détails varient constamment; on trouverait difficilement deux œufs tout à fait semblables.

Or, si nous disions que ce massif et ces cordons peuvent se transformer, et se transforment souvent en filaments et en asters de toute sorte, le lecteur pourrait se faire une idée de la variation infinie qu'il devra rencontrer dans les figures caryocinétiques. En réalité, il en est ainsi. L'observateur demeure stupéfait en présence de la richesse et de la beauté toujours changeante des images qui s'offrent à ses regards. Malgré leur imperfection, nos figures donneront une idée assez exacte des principaux types qu'on y rencontre, et auxquels il est aisé de rattacher toutes les modifications secondaires.

En parcourant ces figures, on remarque plusieurs sortes d'asters.

a) Les asters principaux, ou *terminaux*, situés aux pôles du fuseau : a^1, sur nos figures; ils correspondent aux asters de la cinèse ordinaire;

b) Les asters *latéraux*, a^2, qui prennent leur origine contre les groupes nucléiniens, sur les flancs du fuseau;

c) Les asters *accessoires*, ou de troisième et de quatrième ordre, a^3 et a^4, qui ne sont pas rattachés directement à la figure caryocinétique.

---

(1) Il semble que le liquide extérieur pénètre à ce moment en plus grande abondauce dans l'œuf. Voir à ce sujet ce que nous avons dit dans la *Cytodiérèse*, p. 359 et sqq.

Entrons dans quelques détails.

a) Les *asters principaux* existent assez généralement; seulement ils sont plus ou moins développés, et leurs caractères sont fort différents.

La FIG. **33** ne porte que les deux asters polaires; ils ressemblent aux asters ordinaires. Leurs filaments, nombreux et trapus, prennent leur insertion à la façon habituelle; ils intéressent le cytoplasme sur une large zone, et se continuent, en diminuant d'épaisseur, avec le réticulum plasmatique ordinaire (1). La FIG. **34** représente deux asters semblables, a^1, mais elle présente en même temps deux asters latéraux, a^2.

Dans les FIG. **32**, **36** à **39**, on observe, dans les asters principaux, des particularités qui se rencontrent fréquemment chez les *Ascaris*. A côté des rayons qui suivent leur marche habituelle, on en voit d'autres, variables de nombre, qui descendent en rasant le fuseau, et divergent ensuite pour se rencontrer à l'équateur, à une certaine distance des groupes nucléiniens: tantôt en se croisant et en continuant ensuite leur chemin, FIG. **32** et **39**; le plus souvent en s'enchevêtrant et en formant une lame qui va se perdre dans le protoplasme périphérique, FIG. **35** à **38**, *l*, (2). Ces rayons partent, comme les premiers, du plateau fusorial; cependant ils n'ont de connexion organique avec les filaments du fuseau lui-même. On peut s'en assurer en faisant mouvoir doucement la vis micrométrique. L'indépendance dont nous parlons existait certainement dans les images qui ont été représentées par les FIG. **32**, **37** et **38**.

Nous venons de dire que les lames équatoriales étaient plus ou moins étendues. En effet elles enveloppent parfois le fuseau tout entier, FIG. **32**; il en est ainsi lorsque leurs rayons s'insèrent sur tout le bord du plateau. Ailleurs elles sont moins développées, suivant que leurs éléments occupent une moitié, un quart ou une portion plus restreinte encore du disque polaire. Dans la FIG. **37**, la lame, *l*, occupait environ un quart de la périphérie du fuseau, tandis que la même lame, *l*, de la FIG. **38** n'avait qu'une épaisseur à peine appréciable. Dans ce dernier cas, il peut en apparaître plusieurs, nettement séparées; souvent il y en a deux, FIG. **38**, parfois il y en a trois, et même quatre qui sont croisées à angle droit. Tout dépend de l'épaisseur des

(1) Nous avons montré dans la *Cytodiérèse*, p. 341, que les asters ne sont qu'une modification transitoire du réticulum plasmatique La transition insensible entre les rayons astériens et le réticulum ordinaire se voit bien mieux encore chez l'*Ascaris* que chez la panorpe et les myriapodes; témoins les FIG. 28, 29, 34 à 38, 43, etc. de ce mémoire.

(2) La tige du bilboquet de E. VAN BENEDEN.

faisceaux qui descendent des asters, et, en dernière analyse, de la distribution du protoplasme ou des cordons aux sommets du fuseau. La plus grande diversité règne sous ce rapport.

Lorsque le fuseau se rompt, chacune de ses moitiés garde habituellement une portion d'aster, celle qui correspond à la portion du plateau qu'elle emporte avec elle, FIG. 30, 39 et 40.

Nous devons faire remarquer en terminant que les asters polaires sont parfois très incomplets. Cela se présente lorsque le sommet du fuseau est surmonté de vacuoles simples ou multiples : il ne peut se former de rayons que dans les endroits où il se trouve des cordons plasmatiques. Ce fait est patent sur les FIG. 28 et 29.

b) Les *asters latéraux* sont beaucoup plus rares que les asters terminaux. Souvent ils font défaut. Nous en avons trouvé en abondance dans deux ou trois *Ascaris*, d'où les FIG. 31, 34, 36, 38 et 43, a^2, ont été prises. Nous croyons que ces asters se forment seulement lorsqu'il existe un cordon ou une masse de protoplasme vis-à-vis des groupes nucléiniens; on voit en *c* de la FIG. 28 un cordon de ce genre, peu différentié il est vrai, mais qui eût donné un aster latéral semblable à ceux de la FIG. 34. Les asters latéraux sont plus ou moins étendus sur le pourtour du fuseau, et leur nombre est variable; le plus souvent il y en a deux, mais un des groupes nucléiniens peut en être dépourvu, ainsi qu'on le voit sur la FIG. 38.

c) Il existe une troisième catégorie d'asters, ce sont les *asters accessoires* ou de troisième ordre, a^3, FIG. 35, 38, et ceux qui sillonnent tout le protoplasme de l'œuf, du moins à sa périphérie, a^4, FIG. 32. Ces deux sortes d'asters, surtout les derniers, sont plus rares dans les figures du premier globule polaire que dans celles du second; c'est pourquoi nous en parlerons seulement à propos de ce dernier.

Les asters de divers ordres, dont nous venons de parler, peuvent se combiner et se grouper autour du même fuseau. Il en résulte une complication beaucoup plus grande des figures. Donnons quelques exemples. La FIG. 34 porte à la fois des asters terminaux et des asters latéraux bien développés, mais elle est dépourvue de lame équatoriale. La FIG. 35 n'a pas d'asters latéraux; elle porte des lames équatoriales, *l*, à l'extrémité desquelles se sont développés deux asters de troisième ordre, a^3.

Dans la FIG. 38 on voit, à droite, une lame équatoriale seulement, à gauche au contraire on aperçoit, outre la lame, *l*, un aster latéral, a^2, présentant la forme de cordon, et un aster accessoire, a^3, très développé.

Un mot encore sur une dernière particularité qui se note, çà et là, dans les images caryocinétiques. Elle est signalée dans les FIG. **27**b, **30**, **31** et **37**. Sur les FIG. **27**b, **30** et **37**, on aperçoit un arc, y, formé de quelques filaments qui s'étendent d'un demi-plateau à l'autre FIG. **30**, ou d'un pôle à l'autre FIG. **27**b, **37**, en circonscrivant une portion de l'enchylème hyalin (1) de l'image cinétique. Ces arcs (2) sont dûs à la présence de quelques rayons astériens qui se rencontrent, ou qui sont nés dans un mince cordon plasmatique; nous ne saurions y voir qu'un détail insignifiant. La FIG. **31** se distingue des précédentes en ce qu'elle est munie de quatre arcs semblables, z, qui sont formés par la rencontre des rayons des asters principaux, a^1, avec ceux des asters latéraux, a^2 (3). D'autres figures ne portent que deux arcs semblables sur l'un des côtés du fuseau.

En résumé, les différences parfois considérables que les figures caryocinétiques présentent chez l'*Ascaris megalocephala* s'expliquent avec la plus grande facilité. Il suffit de tenir compte d'une part de l'ouverture du fuseau, de l'autre de la distribution si variable du protoplasme et des vacuoles au voisinage de la vésicule germinative, d'où résulte la variabilité si grande des asters et, par conséquent, des images elles-mêmes. On se rappellera également qu'ici comme dans toute cinèse, le fuseau est plongé dans un enchylème hyalin (4), qui peut se présenter sous divers aspects, suivant la forme de la figure et l'ouverture du fuseau.

Un seul caractère s'y montre constant : la dualité de l'élément nucléinien et la dimidiation du fuseau, qui en est la conséquence; toutes les autres particularités sont variables à l'infini, et peuvent faire défaut. Si l'on voulait tenir compte de ces particularités pour dénommer les figures, il faudrait inventer une foule de termes. Chose bien inutile. Nous avons même jugé inutile de recourir à un terme technique pour désigner leur caractère fondamental, leur dualité, parce que nous considérons ce caractère luimême comme une particularité de la cinèse ordinaire, remarquable sans doute, mais qui peut se rencontrer ailleurs. Nous nous sommes contenté de les appeler : *figures ouvertes, figures dimidiées*, ces expressions nous paraissant marquer suffisamment leur note essentielle.

---

(1) C'est cette portion de l'enchylème hyalin qui constitue la boule du bilboquet de E. VAN BENEDEN, dérivant, d'après lui, du prothyalosome qui fait hernie de ce côté.

(2) Le couvercle de la boule du bilboquet de E. VAN BENEDEN.

(3) Pour suivre E. VAN BENEDEN, il faudrait dire qu'il y a ici quatre couvercles et quatre boules de bilboquet dans une même figure, sans compter la masse hyaline centrale qui est si développée.

(4) Voir la *Cytodiérèse*, p. 340.

§ II. — Élaboration du premier globule polaire.

1° *Retour de la figure caryocinétique au protoplasme ordinaire.*

Pendant que les phénomènes précédents se déroulent, ici un peu plus tôt, là un peu plus tard, la figure caryocinétique est reportée à la périphérie de l'œuf. Elle subit alors une transformation complète, car elle éprouve le sort de tout fuseau à l'issue de la cinèse. Elle repasse en effet à l'état de cytoplasme ordinaire, et bientôt, dans la plupart des cas, il n'en reste plus de vestiges (1).

Les phénomènes de cette transformation sont calqués sur ceux que nous avons décrits avec détails chez les arthropodes (2). Les asters et le fuseau font retour au réticulum habituel, dont les mailles se chargent de plus en plus d'enchylème granuleux. Ce retour étant graduel, on peut suivre aisément sa marche sur un grand nombre de préparations. Les FIG. **41** à **53** ont pour but d'en faire connaître les principales étapes et les plus importantes variations.

Sur la FIG. **42***a*, on voit les filaments de l'une des moitiés du fuseau s'épandre en éventail, tandis que l'autre se maintient encore. Il s'y forme des vacuoles, en même temps que les granules du cytoplasme y pénètrent de tous côtés. On n'aperçoit plus alors qu'une extrémité du fuseau dédoublé, la seconde a disparu jusqu'au voisinage des bâtonnets. Dans la FIG. **42***b*, les deux branches du fuseau, largement ouvert, ont subi le même sort; il n'en reste plus que les portions supérieures reliant les groupes nucléiniens, et portant en leur milieu le plateau *p*. Nous ne pouvons nous empêcher d'appeler l'attention sur la ressemblance frappante de cette figure avec un fuseau ordinaire, à l'étape des couronnes polaires, et déjà muni d'une plaque cellulaire. On y remarquera également la reconstitution des filaments fusoriaux en réticulum vulgaire. Le passage de la figure caryocinétique à l'état de cytoplasme se fait d'une manière analogue sur la FIG. **41**, dans laquelle les deux moitiés du fuseaux sont restées contiguës et parallèles; la partie inférieure de la figure a déjà disparu.

Les FIG. 30, 32, 33 et 34 de NUSSBAUM représentent exactement l'étape de nos FIG. **41** et **42**. Ce sont sans nul doute ces images qui ont fait admettre par cet observateur le retour des bâtonnets vers les pôles, comme dans la cinèse habituelle.

---

(1) E. VAN BENEDEN a observé la disparition de la figure avant l'expulsion du globule; nous renvoyons le lecteur à la description qu'il en donne, l. c., p. 448, etc ; cette description diffère notablement de la nôtre.

(2) *La Cytodiérèse*, p. 348 et 352.

La FIG. 43 est semblable aux FIG. 34 et 36, seulement elle est vue de champ, ou de côté. Les asters latéraux y ont persisté; le fuseau et les asters principaux sont au contraire disloqués. Cette image est fréquente dans certaines préparations. Il en est de même de celles des FIG. 44 et 45. Ces deux figures montrent admirablement la déformation et la dislocation graduelle du corps du fuseau en filaments éparpillés en tout sens. Les extrémités des pôles dédoublés, ou restés intacts, *p*, sont encore reconnaissables à leur plateau et aux filaments qui y aboutissent.

Les FIG. 46 à 50 dénotent un mode de reconstitution plus calme : les filaments du fuseau et ceux des asters s'effacent lentement. L'ensemble de la figure prend un aspect finement et uniformément granuleux. Le réticulum se reconstitue : ses mailles sont serrées, et d'une grande régularité; les granules s'accentuent. Pendant ce temps, les plateaux se conservent encore et indiquent l'orientation du fuseau. Dans la FIG. 49, on aperçoit quelques fibrilles fusoriales qui se sont maintenues jusqu'à présent, mais qui ne tarderont pas à disparaître.

Arrivé à ce point, il nous a semblé que deux cas peuvent se présenter.

Généralement, lorsque la dislocation a lieu comme dans les FIG. 41 à 45, le fuseau et la figure disparaissent sans laisser de trace; ils sont remplacés par du protoplasme réticulé et granuleux, dans lequel les deux massifs nucléiniens sont directement plongés, FIG. 51, 52, 53. Il en est de même aussi, assez souvent, pour les images semblables aux FIG. 46 à 48, qui sont encore assez étendues.

Mais, lorsque les figures sont de petite dimension, FIG. 49 et 50, il peut en être autrement. Ces figures continuent assez souvent à porter des traces du plateau fusorial; leur contour est plus tranché et comme membranoïde; le plasma intérieur reste aussi plus finement granuleux. On verra tout à l'heure pourquoi nous insistons sur ces détails.

On n'observe point de prothyalosome ni d'auréole hyaline à l'entour des groupes nucléiniens, à condition que la mise au point soit exacte. Chacun d'eux, d'ailleurs, demeure toujours distinct et composé de quatre bâtonnets. Ils sont encore, à cette période, sensiblement à la même distance que dans la figure caryocinétique, FIG. 46 à 54.

Cette distance, on se le rappelle, est extrêmement variable de fuseau à fuseau; on trouve tous les intermédiaires entre la FIG. 27, où les deux moitiés, et les deux groupes qu'elles portent, sont contiguës, et la FIG. 31, où les deux moitiés sont très écartées. N'oublions pas en outre que la rupture et la séparation violente des parties de fuseau peut changer notablement la position

des massifs nucléiniens; c'est ainsi que dans les FIG. 40, 42 et 44 ces derniers sont reportés à une distance plus considérable encore les uns des autres.

Après la dislocation du fuseau et son retour au protoplasme ordinaire, ces groupes paraissent plutôt se rapprocher. Ce phénomène est particulièrement sensible sur certains fuseaux ouverts par une extrémité, comme ceux de la FIG. 42. Nous avons constaté bien des fois que les groupes nucléiniens se rapprochent notablement du sommet du fuseau et ne sont plus séparés que par la ligne *p*, représentant le plateau terminal qui se maintient plus longtemps, comme dans la FIG. 85, qui appartient au second globule. Cependant, hâtons-nous de l'ajouter, ce fait n'est pas constant; on trouve en effet des images analogues à celle de la FIG. 42, dans lesquelles la partie supérieure du fuseau se défait entièrement avant que les groupes ne se soient rapprochés.

2° *Expulsion du premier globule.*

Nous touchons aux phénomènes proprement dits de l'expulsion du premier globule polaire.

Pendant l'effacement de la figure, les groupes nucléiniens ne se reconstituent pas en noyaux nouveaux, comme cela se fait à ce moment dans la cinèse ordinaire. En régle générale, ils demeurent stationnaires et immédiatement plongés dans un protoplasme finement granuleux et réticulé; ils sont donc dépourvus de prothyalosome (1). Jamais ils ne s'entourent d'une membrane. Seulement ils manifestent une tendance à se rapprocher, peut-être par la contraction lente du réticulum qui remplace l'ancien fuseau; en effet, nous n'avons pas remarqué les nouveaux filaments, dont nous allons parler, entre des groupes aussi éloignés que ceux des FIG. 51 et 53; mais il se pourrait qu'au début ces filaments soient peu accentués, ou cachés par les granules enchylémateux.

Quoi qu'il en soit, peu de temps après la disparition de la figure, on voit surgir entre les groupes nucléiniens un faisceau de filaments, sorte de fuseau de division à l'étape du retour des éléments vers les pôles; en même

(1) On n'aperçoit le plus souvent qu'une auréole de diffraction, qui entoure les groupes lorsque la mise au point n'est pas exacte. Parfois cependant nous avons constaté la présence d'une légère auréole réelle. Cette auréole ne dérive pas d'un corps clair antérieur, elle naît dans le cytoplasme ordinaire et granuleux, à la façon de celle qui se dessine pendant la formation d'un noyau ou qui environne les nucléoles nucléiniens (voir plus haut, p. 15). On peut la considérer, en ce qui regarde le globule polaire, comme un commencement de reconstitution nucléaire, qui n'aboutit pas; quant à celle qui entoure le groupe intérieur, elle marque le début de la seconde cinèse, comme nous le verrons bientôt.

temps les bâtonnets de chaque massif se placent parallèlement les uns aux autres, et reproduisent assez fidèlement l'aspect de certaines couronnes polaires, FIG. 54 à 57, 60, 61 et 62.

D'où vient ce faisceau de filaments? Est-ce un reste de l'ancienne figure caryocinétique, ou une production nouvelle?

Nous n'hésitons pas à nous prononcer en faveur de la seconde hypothèse. Nous avons vu en effet que l'ancienne figure, asters et fuseau, se défait et se retransforme totalement en protoplasme réticulé; les filaments anciens n'existent donc plus comme tels. Nous ne voulons pas affirmer que l'on ne puisse retrouver encore, çà et là, dans certains cas particuliers, des restes de ces filaments (1), au moment où le nouveau fuseau apparait. Nous soutenons seulement que ce fuseau naît, en règle générale, de toutes pièces au sein d'un protoplasme homogène, entre les deux massifs nucléiniens qui y sont enrobés directement; les filaments qui le composent dérivent, sans nul doute, du réticulum de ce cytoplasme. On pourrait peut-être admettre, pour expliquer leur apparition, que le groupe qui sera expulsé tend de plus en plus vers la périphérie, où il forme souvent saillie, et étire, en s'éloignant, le réticulum interposé; celui-ci prend ainsi la forme d'un fuseau (2).

Quelle que soit la valeur de cette explication, l'existence de ce fuseau est générale.

La longueur de ses filaments est variable. Cela se conçoit. Car, tantôt les deux groupes nucléiniens sont très rapprochés, se touchent, pour ainsi dire; tantôt ils sont beaucoup plus éloignés au début du phénomène. On pourrait admettre aussi que l'étirement est plus ou moins considérable, suivant la distance à laquelle ils se trouvaient de la limite extrême du protoplasme, ou peut-être aussi, suivant la hauteur du mamelon qui se marque souvent alors à la surface de l'œuf, FIG. 59 à 62. Ce détail nous parait d'ailleurs avoir peu d'importance. La seule chose intéressante est l'existence de cette sorte de fuseau, n'ayant, d'après nous, dans la généralité des cas, aucun lien génétique *direct* et *immédiat* avec l'ancienne figure.

Les filaments en sont parfaitement incolores, dans les préparations au vert de méthyle; rien ne fait songer à un étirement, ou à une scission de l'élément nucléinien, même lorsque les groupes sont très rapprochés. Du

---

(1) Nous croyons même en avoir aperçu plusieurs fois, principalement lorsqu'il existe des asters latéraux; les filaments de ces derniers se maintiennent en effet plus longtemps (p. 34). Les fils connectifs de la FIG. 58 pourraient avoir cette provenance, bien que nous ne le croyons pas.

(2) Voir *La Cytodiérèse*, p. 364.

reste ceux-ci ont toujours été séparés depuis la formation de la vésicule dans les jeunes œufs; ils le sont encore ici, et l'on retrouve dans chacun d'eux les quatre bâtonnets typiques, avec leur forme et leurs dimensions habituelles. Un seul changement s'y manifeste : leur position mutuelle devient plus régulière, ils sont comme rangés en bataille. On les voit à plat dans FIG. **54** et **60**; ils sont vus d'en haut, ou par leurs bouts, dans les FIG. **56**, **57** **59**, **61**, **62**; certains d'entre eux sont vus obliquement, dans les FIG. **61**, **62**, etc. Ces figures indiquent en même temps que les groupes nucléiniens sont toujours dépourvus de prothyalosome.

Nous avons insinué tout-à-l'heure que la surface de l'œuf se bombait vis-à-vis du groupe extérieur, comme si elle était refoulée par ce dernier. C'est du moins ce que l'on constate assez régulièrement sur les préparations, quel qu'ait été d'ailleurs le mode de fixation des objets. Les mouvements du cytoplasme ovulaire ne sont peut-être pas étrangers à la formation de cette protubérance, mais l'observation ne nous a fourni aucune donnée à cet égard.

Dans tous les cas, c'est à ce moment que le premier globule se sépare.

Nous n'avons pu lever tout doute concernant le processus de cette séparation. Néanmoins, nous croyons ne pas être éloignés de la vérité en affirmant qu'elle s'exécute généralement de la manière indiquée par nos FIG. **60** à **65**, **69**, **71**. Elle se ferait à l'aide d'une plaque cellulaire, analogue à celles que nous avons décrites récemment chez les arthropodes (1). Nous avons vu en effet plusieurs fois les filaments du fuseau s'épaissir légèrement en leur milieu, et la zone granuleuse ainsi formée se continuer de part et d'autre dans le cytoplasme, à une certaine distance, variable d'ailleurs, jusqu'à la périphérie de l'œuf; là elle se soude avec la membrane protoplasmatique *m*, ou membrane de MOHL. Il en résulte l'ébauche d'une cloison ayant la forme d'un verre de montre, à concavité tournée vers l'extérieur, *m'*, dans les figures précitées. La plaque *m'* est fort délicate; aussi disparait-elle aisément sur les préparations, principalement sur celles qui sont conservées dans la glycérine. On doit la rechercher immédiatement après la fixation des œufs sur le porte-objets. Après son achèvement la membrane nouvelle se dédouble, FIG. **64**, et le globule est libéré.

On remarquera sur les FIG. **60** à **88** combien le volume de la portion éliminée est variable d'un œuf à l'autre. Cela provient de la longueur du fuseau, mais surtout de la marche que suit la plaque dans le cytoplasme, avant

(1) Voir *La Cytodiérèse*, p. 375 à 382.

d'aborder la périphérie. Il est aisé de constater les variations qu'elle présente sous ce rapport sur les FIG. **60** à **65**, et principalement sur les FIG. **63** et **71**, dans lesquelles la plaque *m'* sépare une calotte très étendue. Dans la FIG. **71**, cette calotte renferme même des plaques vitelines. Nous n'avons rencontré que trois exemples semblables, mais nous avons remarqué à plusieurs reprises des granules vitellins, paraissant être en voie de résorption, dans l'espace compris entre la membrane et le protoplasme, FIG. **73**; la présence de ces corps pourrait être rattachée au phénomène précédent. Les images de la FIG. **63** sont plus communes. Elles donnent naissance aux globules polaires volumineux comme ceux des FIG. **73**, **75**, **78**, **81**, **82**, **84**, **88**, **94**; nous en avons trouvé de plus volumineux encore que celui de la FIG. **78**.

Ajoutons un mot.

Nous avons remarqué un certain nombre de figures semblables à la FIG. **59**. Les filaments du fuseau y sont ramassés au milieu, et le globule semble s'y former par étranglement; la séparation se ferait donc ici sans le concours d'une plaque. Mais il est possible que le fuseau ait été irrégulièrement formé dès l'origine, comme celui de la FIG. **58**, et que le mamelon *x* soit identique à celui de la FIG. **60**. Nous regrettons de ne pas avoir rencontré d'étranglement plus avancé et en voie de s'achever.

Nous pouvons tirer de ce court exposé les conclusions suivantes qui n'en sont que le résumé :

1° Le phénomène qui caractérise essentiellement la formation du premier globule polaire pourrait se décrire comme suit :

L'un des deux groupes nucléiniens primitifs de quatre bâtonnets, — qui, déjà visibles dans les œufs jeunes, se sont maintenus intacts dans la vésicule pendant le développement et la maturation de l'œuf et ont traversé toutes les phases de la cinèse, sans subir ni changement, ni fragmentation, ni division d'aucune sorte, — *est expulsé de l'œuf, tout entier et tel qu'il était à l'origine; tandis que l'autre demeure dans le cytoplasme ovulaire*. Il y a donc toujours quatre des bâtonnets primitifs dans le premier globule polaire et quatre dans l'œuf. Ni l'un ni l'autre de ces groupes ne s'organise en noyau. Telle est, en deux mots, la première conclusion à tirer de nos observations.

Nous considérons cette conclusion comme tout à fait certaine, malgré qu'elle soit en opposition manifeste avec les résultats obtenus par M. NUSSBAUM et par E. VAN BENEDEN.

NUSSBAUM, il est vrai, a aperçu les quatre éléments du globule polaire et de l'œuf, mais nous savons que pour lui ce ne sont que des demi-bâtonnets.

Il admet en effet la division longitudinale équatoriale des quatre bâtonnets, issus pendant la cinèse des deux taches de WAGNER, amorphes jusque-là. Les moitiés des bâtonnets divisés feraient retour vers les pôles du fuseau où ils se transformeraient en noyaux quiescents ; l'un d'eux serait ensuite expulsé, l'autre resterait dans l'œuf.

Quant à E. VAN BENEDEN, il admet la double division du prothyalosome, qui s'est maintenu en partie à tous les stades du développement autour de la figure, et de chacun des deux disques chromatiques du corpuscule germinatif unique de sa figure ypsiliforme, en deux moitiés, de tous points semblables, dont l'une constitue le globule polaire, l'autre le deuthyalosome (1). Sa manière d'envisager les phénomènes est donc aussi totalement différente de la nôtre.

Nous avons admis que le prothyalosome n'intervient pas dans la formation du globule polaire; en supposant même qu'il existe dans la vésicule germinative, il disparaît au début de la cinèse.

Quant à la division des disques chromatiques, elle est une conséquence de l'idée que E. VAN BENEDEN s'est formée sur la constitution de l'élément nucléinien de la vésicule. Si l'on admet, comme il le fait, qu'il n'y a qu'une seule tache de WAGNER, il faut bien soutenir aussi que cette tache se scinde en deux portions, dont l'une est expulsée et l'autre conservée. Mais nous savons qu'il n'en est pas ainsi, et que cette division n'existe pas.

---

(1) E. VAN BENEDEN, l. c., p. 444 à 448.

A la p. 444, il souligne le résumé suivant de la formation du premier globule « Le premier globule po- « laire, dit-il, se forme aux dépens du prothyalosome réduit et aux dépens des éléments chromatiques qu'il « renferme. Chacun des deux disques chromatiques fournit au globule polaire la moitié de sa substance et le « prothyalosome se divise tangentiellement ..... »

Un peu plus loin, p. 445, E VAN BENEDEN décrit les phénomènes de la division de l'élément chromatique. Voici ce qu'il en dit. « Il ressort clairement de l'examen comparatif de ces figures que chaque disque chroma- « tique, après s'être transformé en un bâtonnet renflé à ses deux bouts, fortement étranglé à son milieu, se « divise en deux parties dont l'une reste dans la moitié externe, l'autre dans la portion interne du corps clair « en voie de se dédoubler. Que la constriction qui amène la séparation complète des deux moitiés du corps « clair agit sur les batonnets de façon à les rapprocher l'un de l'autre au niveau de leur portion étranglée en « un filament, c'est ce qui me parait résulter d'images comme celle que nous avons représentée FIG. 20, où les « deux filaments fortement étirés en longueur relient encore l'un à l'autre les deux renflements terminaux....... « Ce qui est moins douteux encore, c'est qu'à un moment donné la continuité entre les renflements terminaux « externe et interne des bâtonnets s'interrompt par suite de la rupture des filaments qui les réunissaient entre « eux, FIG. 18. »

Ainsi, d'après E. VAN BENEDEN, non-seulement le groupe nucléinien se scinde en deux, mais cette scission est précédée de la fusion des granules constitutifs de chaque disque en un bâtonnet. A ce moment le corpuscule ne renfermerait donc que deux bâtonnets. A la p. 504, l'auteur ajoute : « il paraît se former des soudures « normales, au moment de la formation des globules polaires. »

Mais il est certain que *ces soudures n'existent pas plus que la division du corpuscule chromatique.*

C'est la même idée erronée qui a guidé E. Van Beneden dans sa description de l'élément chromatique du premier globule polaire. Pour le professeur de Liège, ce globule renferme des corpuscules dont « le nombre et la forme « varient d'un œuf à l'autre. » « Cependant, ajoute-t-il, la substance chro- « matique y forme fréquemment deux amas qui eux-mêmes sont composés « chacun de deux éléments accolés (1), — peut-être de quatre. »

Nous avons dit que ce globule renferme *invariablement quatre des bâtonnets primitifs*.

2° Si nous ne nous trompons, *la séparation du premier globule polaire revêt tous les caractères d'une division cellulaire véritable, se faisant à l'aide d'une plaque ou par simple étranglement*.

Cette division rentre dans la catégorie des segmentations inégales; elle donne lieu en effet à deux cellules de volume très différent, le globule et l'œuf. De pareils exemples ne sont pas rares ailleurs, d'après les observateurs qui se sont occupés de la fécondation. En outre, la plaque séparatrice est concave, et vient couper un segment comme à l'emporte-pièce. Il y a longtemps que ce processus est connu chez les végétaux, en particulier chez les cryptogames.

Il résulterait de là que le globule polaire est une cellule, ainsi que l'admettent la plupart des savants, et non un noyau comme le voudrait E. Van Beneden (2). Seulement cette cellule possède, *au même titre que l'œuf lui-même à ce moment*, un noyau incomplet, représenté uniquement par l'élément nucléinien. De part et d'autre, les quatre bâtonnets constitutifs de cet élément sont plongés directement dans le cytoplasme; nous avons vu en effet que les deux groupes nucléiniens ne se reconstituent pas en noyaux, à l'issue de la cinèse. En un mot, ce sont des noyaux sans caryoplasma et sans membrane propre. Détail d'ailleurs insignifiant, car l'élément nucléinien est seul essentiel : sans lui, il ne peut exister de noyau véritable; partout où il se trouve, un nouveau noyau peut s'élaborer (3). Nous verrons du reste qu'il en est ainsi chez l'*Ascaris megalocephala*, après l'expulsion du second globule polaire, pour les deux bâtonnets qui restent dans l'œuf.

---

(1) E. Van Beneden; l. c., p. 496. — A la p. 483, il affirme que la constitution du premier globule est la même que celle du second (voir plus loin, p. 53). — Enfin il dit expressément à la p. 503 : « Dans le premier « globule polaire nous trouvons deux corps chromatiques, composés chacun de deux et peut-être de quatre « parties plus ou moins nettement séparées »

(2) E. Van Beneden; l. c., p. 610 et passim. « Il n'y a pas de doute, écrit-il, sur la valeur exclusivement « nucléaire des deux globules polaires chez l'*Ascaris megalocephala*. »

(3) Voir ce qui a été dit à ce sujet dans *la Cytodiérèse*, p. 350 à 352.

Si ces vues sont fondées, on ne peut admettre avec E. VAN BENEDEN que le globule polaire sort « par une sorte d'orifice, par une déchirure circulaire » du mamelon ovulaire, celui-ci rentrant dans le vitellus (1). On ne peut admettre davantage que l'origine du « très mince revêtement superficiel, » qui entoure « la masse claire dérivée du prothyalosome et les deux « éléments chromatiques, qui descendent directement du corpuscule « germinatif, » du globule, « doit être cherchée dans les éléments consti- « tutifs du disque achromatique (2). » Ce revêtement serait en effet une portion du protoplasme ovulaire. On peut voir d'ailleurs sur nos figures que ce prétendu revêtement n'est pas si mince.

3° Comme préparation à la séparation du globule polaire, *il se forme dans le cytoplasme reconstitué de la figure cinétique, un nouveau fuseau qui n'a rien de commun avec l'ancien.*

Ce fuseau n'a pas été signalé par nos devanciers.

E. VAN BENEDEN, il est vrai, a vu deux filaments partant des deux amas chromatiques du deuthyalosome et se dirigeant vers la surface du vitellus; mais pour ce savant, « ce sont les restes de la portion étranglée « des bâtonnets, qui réunissaient entre eux les renflements terminaux de ces « derniers (3). » Cette interprétation, nous le savons, est erronée, car *jamais les éléments chromatiques ne s'étranglent ni ne se divisent.* Le fuseau de séparation ne se rattache aux groupes nucléiniens par aucun lien génétique; il naît sur place dans le protoplasme interposé.

Avant d'aborder la formation du second globule, il nous reste un mot à dire de la division du premier globule après son expulsion, et de la cinèse des œufs qui se sont divisés par sténose et dont les noyaux ne possèdent plus que quatre bâtonnets (4).

a) On sait que les globules polaires en général peuvent entrer en division après leur séparation de l'œuf. Ce phénomène est assez rare chez l'*Ascaris megalocephala;* nous en avons cependant recueilli cinq ou six exemples. L'un d'eux est reproduit par la FIG. **75**,g^1; les autres étaient d'ailleurs semblables à celui-ci.

---

(1) E. VAN BENEDEN; l. c., p. 446. — A la p. 606, il dit également. « Les globules polaires paraissen « être expulsés...... à la suite de l'apparition d'une solution de continuité dans la couche superficielle du « vitellus. »

(2) E. VAN BENEDEN; l. c., p. 446 et 447. — Nous savons du reste que la « masse claire » du globule, quand elle existe, ne provient pas du prothyalosome Voir plus haut, p. 35, note (1).

(3) Voir plus haut, page 39, la note (1).

(4) Ainsi que nous l'avons fait remarquer plus haut, p. 10, note (2).

Les quatre bâtonnets sont séparés en deux groupes binaires qui s'éloignent l'un de l'autre en produisant un fuseau assez semblable à notre fuseau de séparation. En même temps le globule s'allonge dans le sens du fuseau, puis il se divise en deux par l'étranglement équatorial du protoplasme.

Cette division est une sténose plutôt qu'une cinèse; il n'y a pas de figure caryocinétique proprement dite. Le petit faisceau de filaments qui réunit les deux groupes nucléiniens est identique à celui que l'on rencontre dans la sténose de certains noyaux, de ceux des œufs du crapaud mâle, par exemple (1), et à celui dont nous avons signalé l'existence, p. 10, note (2), pendant la sténose de la vésicule même de notre *Ascaris*, FIG. **100***a*.

b) Nous avons observé deux cas de cinèse, après la pénétration du spermatozoïde, sur des œufs où la sténose du protoplasme n'était pas encore achevée. La FIG. **100***b* montre l'un de ces œufs. Dans la moitié de droite on aperçoit un spermatozoïde; nous n'en avons pas découvert dans celle de gauche. Sur l'autre œuf, il y en avait un dans chaque moitié.

Dans l'un et l'autre cas, les deux groupes nucléiniens se trouvaient simultanément en cinèse. Celle-ci s'exécute d'ailleurs à la façon que nous connaissons; il se forme dans chaque noyau deux groupes binaires, situés sur deux demi-fuseaux. Les figures dimidiées qui en résultent sont identiques à celles du second globule, dont nous allons parler.

Nous reviendrons sur cette cinèse dans nos conclusions générales.

(1) *Biologie*, p. 240, FIG. 102.

ARTICLE III.

LE SECOND GLOBULE POLAIRE.

§ I. Formation de la seconde figure caryocinétique.

Nous pourrons être sobres de détails dans cette partie de notre travail, parce que les phénomènes qui nous sont offerts par le second globule ne sont que la répétition de ceux du premier.

En tête de ces phénomènes il faut placer la séparation des quatre bâtonnets primitifs en deux groupes binaires. Cette séparation est constante, et elle se fait latéralement par rapport à l'axe du fuseau futur. Elle a lieu très tôt, soit avant, FIG. **63**, soit immédiatement après la séparation du premier globule, FIG. **64**, **66**, **67** et **68**. Il arrive même que la seconde figure se dessine déjà, alors que le premier globule n'est pas encore mis en liberté, ainsi qu'on le voit sur la FIG. **71**. Bref, la formation des deux nouveaux groupes nucléiniens est très précoce.

Ainsi, pour nous, c'est l'une des deux taches primitives de WAGNER, intégralement conservée au sein du cytoplasme ovulaire, qui est le point de départ de la seconde figure caryocinétique; au contraire, pour E. VAN BENEDEN(1), c'est le deuthyalosome, ou la seconde moitié du prothyalosome, avec les deux amas chromatiques, seconde moitié également des deux disques de son corpuscule germinatif unique.

Nous venons de dire que les deux nouveaux groupes sont formés chacun de deux bâtonnets. Le moindre doute ne peut exister sur ce point. On constate en effet avec la plus grande netteté sur les œufs vivants, dont le protoplasme périphérique est finement granuleux, FIG. **72**, qu'il n'y a jamais plus de deux bâtonnets dans chacun des groupes, mais qu'il y en a toujours deux. Ainsi, contrairement à ce qu'admet E. VAN BENEDEN, aucune division ou fragmentation des éléments chromatiques, soit longitudinale, soit transversale, n'intervient dans le cours du développement après l'expulsion du premier globule; la formation de deux disques superposés, situés dans deux

(1) E. VAN BENEDEN; l. c., p. 447.

plans perpendiculaires à l'axe du fuseau, ou parallèle au plan équatorial, n'intervient pas davantage (1). Ces disques n'existent pas. Les quatre bâtonnets primitifs demeurent tels qu'ils étaient; ils s'ordonnent en deux couples latéraux, dès le début de la cinèse, voilà tout. On se souvient que la séparation de l'élément nucléinien en deux groupes quaternaires est aussi le premier phénomène qui se manifeste dans le noyau du jeune œuf. Les deux groupes binaires représentent les deux taches de WAGNER; l'aspect qu'ils présentent reproduit fidèlement celui de la vésicule germinative au début de la cinèse, après la résolution de sa membrane.

En général toute trace du fuseau de séparation a déjà disparu.

Aussitôt que les deux nouveaux groupes sont formés, le cytoplasme s'éclaircit habituellement par la fusion des granules sur une zone circulaire qui grandit rapidement, FIG. 65 à 68 (2). En même temps les paires de bâtonnets continuent à s'éloigner l'une de l'autre. On remarque assez souvent une limite tranchée entre la zone hyaline et le protoplasme ambiant. Malgré les apparences, cette limite n'est pas une membrane, elle est formée par les granules alignés de la portion non modifiée. La zone dont nous parlons peut d'ailleurs faire défaut, ou ne se marquer que légèrement; nous avons en effet montré des fuseaux entièrement plongés dans un enchylème granuleux, plus granuleux encore que celui de la FIG. 70, mais dans lequel il nous a été impossible également de découvrir aucun vestige des figures antérieures.

La plage hyaline, tout à fait semblable à celle du premier globule, prélude, comme cette dernière, à la formation du fuseau. Celui-ci ne tarde pas en effet à s'y dessiner tout entier (3). On en voit les premiers rudiments sur les FIG. 68 et 69; il est déjà très apparent dans les deux figures suivantes.

---

(1) L. c., p. 466 et 467 « Les éléments chromatiques proprement dits..., écrit-il, subissent dans le cours « du développement une sorte de fragmentation comparable à celle que nous avons observée pour le nucléole « de l'œuf non copulé. — (Nous avons dit que cette fragmentation du nucléole n'existe pas). — Au début il n'en « existe que deux... Dans certains œufs cette fragmentation paraît se faire longitudinalement...., dans d'autres « transversalement;... de même aussi dans certains œufs les éléments chromatiques ou leurs dérivés sont « juxtaposés,.... dans d'autres ils sont superposés.... » (A la p. 502, E. VAN BENEDEN dit d'une manière générale qu'ils sont d'abord juxtaposés, puis superposés, c'est-à-dire situés dans deux plans parallèles à l'équateur...) « Je ne me rends pas compte de ces différences, pas plus que je ne m'explique comment il se fait que le nombre « des fragments varie beaucoup d'un œuf à l'autre..... Mais ce qui ressort clairement de l'examen d'un grand « nombre d'œufs durcis par l'acide nitrique, c'est que les fragments des deux éléments chromatiques primitifs, « quel que soit d'ailleurs leur nombre, se groupent en deux disques adjacents, dans des plans perpendiculaires « à l'axe du fuseau, au voisinage de son équateur. »

(2) Le développement du deuthyalosome pour E. VAN BENEDEN; l. c., p. 465.

(3) E. VAN BENEDEN n'est pas parvenu à débrouiller les figures de la seconde cinèse. Il dit, en général, « qu'elles présentent un tel degré de complication, dans les préparations à l'alcool, qu'il est extrêmement difficile,

Nous avons besoin de faire remarquer l'analogie qu'il présente avec le précédent. Il s'élabore de toutes pièces, dans le cytoplasme modifié, en deux moitiés qui portent chacune un groupe nucléinien, et qui sont plus ou moins éloignées, suivant la position des groupes, à ce moment. Dès le début l'élément nucléinien se trouve en position équatoriale. Vues de champ, les branches du fuseau paraissent droites ou courbées. Dans son ensemble le fuseau est assez souvent concavo-convexe, et cela à des degrés divers. Ses extrémités sont généralement terminées par un plateau, sur lequel viennent s'insérer également les filaments des asters; fuseau, plateau, asters s'ébauchent en même temps, FIG. **69** à **71**. Nous connaissons déjà tous ces détails. En général, les deux moitiés du fuseau continuent ensuite à s'écarter latéralement, ainsi qu'il a été dit précédemment.

Les FIG. **72** à **93** sont destinées à mettre sous les yeux du lecteur les principaux types des figures achevées de second globule.

Ce qui frappe avant tout c'est leur analogie, ou plutôt leur identité avec les figures du premier globule, que nous avons considérées comme typiques, c'est-à-dire avec les figures *ouvertes*, qui sont d'ailleurs les plus communes. Cette analogie est telle que, sans recourir à la présence du globule éliminé ou à la numération des bâtonnets, l'observateur non prévenu ne pourrait dire si elles appartiennent à la première ou à la seconde cinèse. On peut s'en assurer en comparant la plupart de nos figures des deux globules; principalement la FIG. **32** avec les FIG. **87**, **88** et **89**, les FIG. **41** et **42** avec les FIG. **83** à **85**, les FIG. **39** et **40** avec les FIG. **91** à **93**, etc., etc..

« malgré la netteté des images, d'interpréter tous les détails de structure que l'on distingue, » et qu'il est « tout « aussi difficile de se rendre un compte exact de la succession des phénomènes. L. c., p 472. »

En ce qui concerne le fuseau, il admet, à tort, qu'il est simple, et que certains éléments de l'ancienne figure prennent part à sa formation, tout en reconnaissant qu'il n'a pu élucider tous les détails. Voici ce qu'il dit à ce sujet.

« Les fibrilles axiales du second fuseau de direction dérivent des filaments qui reliaient entre eux les ren- « flements chromatiques terminaux du prothyalosome (voir plus haut, p. 39, note (1). Au début il ne paraît « exister que deux fibrilles axiales. Plus tard leur nombre paraît être devenu plus considérable;elles forment « un véritable fuseau.

« Je ne puis donner aucun renseignement en ce qui concerne le mode de formation des nouvelles fibrilles; « je ne sais si elles résultent du redoublement des fibrilles primitives, ou si elles sont des émanations nouvelles « des éléments chromatiques devenus plus nombreux. » L. c., p. 466; et à la p. 468 il ajoute : « Je ne sais pas « davantage si les éléments différentiés du vitellus.... ont un rôle quelconque à jouer dans la genèse du second « fuseau de direction. »

E. Van Beneden a vu cependant les figures doubles, ou les figures ouvertes, ainsi que nous les avons appelées, mais il les a mal interprétées. Elles résulteraient, d'après lui, de la scission longitudinale de la figure déjà formée. Cette scission serait la conséquence de la division longitudinale des deux disques chromatiques superposés dont il a été question à la fin de la note (1) de la p. précédente. « Les deux amas parallèles, « dit-il à la p. 502, se divisent suivant l'axe de la figure, et cela en même temps que le corps du deuthyalosome, « en deux moitiés collatérales. dont l'une répond au second globule polaire, l'autre au pronucleus femelle. »

Les différences qu'elles présentent sont d'ordre tout à fait secondaire. D'une manière très générale, on pourrait peut-être affirmer que les figures du second globule sont plus amples et plus développées, plus délicates, plus compliquées dans certains détails, en particulier dans leurs asters, que celles du premier. Les filaments du fuseau y sont souvent plus nombreux, les plateaux plus étendus; il y a cependant des exceptions : témoins les FIG. **70**, **72**, **82**, **88**, d'une part, et les FIG. **29** à **31**, **32** et **35** surtout, de l'autre. Les groupes nucléiniens sont aussi généralement plus écartés, à cause de la grande ouverture du fuseau, mais les exceptions ne font pas défaut non plus sous ce rapport (1).

Entrons maintenant dans quelques détails concernant les figures du second globule.

D'abord on y voit les différentes sortes d'asters que nous avons déjà signalés dans la première figure caryocinétique : des asters terminaux, a^1, des asters latéraux, a^2, des asters accessoires ou de 3e ordre, a^3, enfin des asters plus lointains encore ou de 4e ordre, a^4.

Les asters principaux existent généralement. Les rayons en sont nombreux et d'une grande délicatesse. Tantôt ils occupent toute la périphérie du plateau et s'étendent au loin au dessus du fuseau, en forme de dôme, pour se rencontrer à l'équateur et s'y croiser; ainsi naît la lame équatoriale circulaire des FIG. **73** et **87**. Parfois les asters sont interrompus, surtout à l'endroit du plateau où les filaments du fuseau viennent s'insérer. Ailleurs leurs rayons sont groupés en petits faisceaux divergents, qui se réunissent à l'équateur dans l'aster de 3e ordre, a^3, ou qui aboutissent aux asters de 4e ordre, a^4, FIG. **88** à **93**. Il y a autant de variations dans les allures des asters qu'on peut en supposer dans celles du réticulum dont ils proviennent.

---

(1) E. VAN BENEDEN trouve une différence considérable entre les figures du premier et du second globule. Il dit en effet, (l. c., p. 471 et 477). « Je ferai remarquer combien les images que présente le second fuseau de direction diffèrent de celles que nous avons décrites en les rattachant à la figure ypsiliforme ».... « Chez l'ascaride du cheval la première figure pseudokaryokinétique est ypsiliforme, la seconde, celle qui donne naissance au second globule polaire a une tout autre forme.... » « Il en (de certaines figures) résulte clairement que les phénomènes préalables à la formation du premier globule polaire ne peuvent être complètement identifiés à ceux qui précèdent l'élimination du second de ces éléments, et l'on pourrait supposer d'après cela que les deux globules polaires n'ont pas exactement la même valeur. »

Ces assertions erronnées s'expliquent par le fait que E. VAN BENEDEN ne connaît pas les figures *ouvertes* et *typiques* du premier globule. Mais, alors même qu'il n'y aurait que des figures ypsiliformes pendant la première cinèse, on ne pourrait encore admettre une telle différence, puisque la constitution des deux sortes de figures est la même quant aux caractères essentiels. (Voir plus haut, p. 28).

Les asters latéraux sont identiques à ceux du premier globule; nous n'avons plus à y revenir. Mais les asters de 3e et de 4e ordre doivent nous occuper, quelques instants, ainsi que nous l'avons annoncé plus haut, p.31(1).

Les asters de 3e ordre sont portés par des faisceaux ou des lames de filaments descendant des asters principaux; ils se trouvent en effet, à l'équateur, au point de jonction de ces lames, a^3, FIG. **88** à **93**; FIG. **35** et **38**. Lorsque les asters latéraux existent, ils y sont parfois rattachés par un pinceau de filaments, FIG. **38**, a^2. Leur nombre dans chaque figure est variable. Tantôt il n'y en a qu'un seul, FIG. **38**; tantôt il y en a deux, qui sont alors opposées, FIG. **89**, **90**, **92**, etc.; FIG. **35**; enfin il n'en est pas rare d'en trouver quatre, FIG. **91**. Dans ce dernier cas, ce n'est qu'en faisant mouvoir largement la vis-micrométrique qu'on peut s'assurer du nombre des asters, car ils sont situés à une distance assez grande du fuseau. Sur une figure de la même préparation que la précédente, nous en avons compté huit.

Les rayons, plus ou moins nombreux, des asters dont nous parlons sont souvent portés par un petit plateau, analogue au plateau terminal du fuseau; ils vont se perdre en divergeant dans le réticulum protoplasmatique ou bien ils se rattachent aux asters de 4e ordre.

Ceux-ci sont plus éloignés encore que les précédents de la figure caryo·cinétique; ils sont aussi plus pauvres en rayons; leur plateau est réduit à une ligne circulaire formée par la base accolée des rayons.

Ces asters nous ont paru rares pendant la première cinèse; ils y sont cependant parfois bien développés, la FIG. **32**,a^4, le démontre suffisamment. Nous ne pourrions dire si cette rareté est réelle, ou si leur présence n'est pas plutôt masquée par les plaques vitellines.

Mais on les aperçoit nettement comme des dépendances de la seconde figure de direction, FIG. **87** à **93**,a^4. Les FIG. **87**, **89** et **92** ont été dessinées entièrement pour donner une idée exacte de leur ensemble; on y voit une quantité de petits asters, dans la zone hyaline et périphérique de l'œuf, principalement contre la membrane. Ils intéressent le cytoplasme tout entier; le réticulum y est totalement transformé en étoiles qui se tiennent par certains de leurs rayons, et dont les autres rayons libres pénètrent dans la massif central de l'œuf, pour se continuer, soit avec le réticulum, soit plutôt avec les autres asters qui y sont cachés. Rien de plus curieux ni de plus élégant tout à la fois que ces œufs constellés. Quel travail que celui de la cinèse!...

---

(1) E. VAN BENEDEN a signalé, dans le voisinage de la figure du second glubule, quelques *micrasters*, qui correspondent sans doute à nos asters de troisième et de quatrième ordre; l. c, p. 472 — 474.

Ces étoiles sont également rattachées à la figure caryocinétique par l'intermédiaire, tantôt des asters de 3e ordre, a^3; tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, des asters précédents et des asters terminaux à la fois; on peut s'en assurer en jetant les yeux sur les FIG. **87** à **93**.

Les asters de divers ordres sont donc reliés et forment un seul tout.

On voit, ici, plus clairement encore que dans les panorpes, la scolopendre, etc. (1) que les asters ne sont qu'une modification des trabécules réticulaires. S'il y a, chez l'*Ascaris*, plusieurs sortes d'asters, au lieu des deux asters ordinaires qui se répandent d'une manière uniforme dans toute la cellule, cela tient sans doute à une distribution différente du réticulum ou des cordons plasmatiques.

Nous avons vu que les demi-fuseaux de la première figure cinétique peuvent rester unis ou se séparer et se briser. Il en est de même de ceux de la seconde. Ils se tiennent encore par une de leurs extrémités dans les FIG. **74**, **80**, **91**, **92**, etc., mais ailleurs ils sont dédoublés. Les images qui résultent de leur scission sont des plus variées, et elles reproduisent avec fidélité les images correspondantes du premier globule. Ainsi les FIG. **83**, **84** et **85** ne sont que la copie des FIG. **41** et **42**, *a* et *b*. La FIG. **91** est ouverte comme la FIG. **30**; la FIG. **77** ressemble à la FIG. **39**, et la FIG. **92** n'est pas sans présenter une grande analogie avec la FIG. **40**.

Nous connaissons déjà les FIG. **82**, **83**, **84** et **85**, p. 26 et 27.

Dans la FIG. **80**, pendant que le fuseau s'ouvrait dans le plateau supérieur, un petit faisceau s'est détaché violemment de l'aster inférieur et s'est porté vers le sommet de la figure. On voit au reploiement des deux moitiés de la FIG. **81** que la scission s'est opérée violemment à la partie inférieure. La séparation a eu lieu à l'équateur de l'un des demi-fuseaux seulement, dans la FIG. **86**. Sur la FIG. **92** le fuseau est partagé en cinq faisceaux, dont les deux latéraux portent les bâtonnets nucléiniens, tandis que ceux du centre en sont dépourvus. Enfin, sur la FIG. **93**, les deux asters, a^1, se sont ouverts en trois portions égales et symétriques, qui sont restées adhérentes par les massifs nucléiniens; il en résulte que ces derniers sont à cheval au centre de quatre faisceaux divergents. Le même dédoublement s'est fait dans le plateau inférieur de la FIG. **77**.

Nous avons rencontré, principalement dans cinq ou six *Ascaris*, une quantité d'autres figures aussi compliquées que les précédentes, mais qui s'expliquent aisément par les variations qui surviennent pendant la disjonction

(1) *La Cytodiérèse*, p. 347.

ou la scission du fuseau. Ce que nous venons de dire, à propos des FIG. **80**, **81**, **82**, **86** et **91**, **92**, **93**, suffit amplement pour dévoiler les secrets de la constitution, en apparence si étrange, de ces figures inaccoutumées.

Quant à l'élément nucléinien, il se comporte exactement dans la seconde cinèse comme dans la première. Nous avons vu qu'il est séparé de bonne heure en deux groupes binaires latéraux, occupant chacun, dès le début, l'équateur d'un demi-fuseau. Cette position ne changera point. Les bâtonnets sont diversement orientés, comme ceux de la première figure, et ils ne subissent non plus de modifications. Cependant on remarque qu'ils sont le plus souvent placés parallèlement l'un à l'autre et en travers du fuseau, ainsi que cela se voit sur un grand nombre de nos figures, FIG. **75** à **80**, FIG. **87**, **89**, **90**, etc. (1). L'identité des deux sortes d'images est donc aussi des plus remarquables sous ce rapport.

Enfin le second fuseau de direction se comporte comme le premier vis-à-vis des réactifs. Le vert de méthyle, employé seul, l'acide nitrique, le bichlorure, l'alcool absolu, l'alcool sulfureux, font jaillir les mêmes images des préparations, *prises côte à côte sur le même animal*. Nous n'avons pas remarqué les différences signalées par E. VAN BENEDEN (2) entre l'action de l'acide nitrique et celle de l'alcool, à part le détail qui a été mentionné, p. 18, à propos des figures du premier globule.

---

(1) E. VAN BENEDEN admet comme nous que les éléments chromatiques restent à l'équateur pendant toute la cinèse, mais, à ses yeux, la composition des deux groupes nucléiniens est beaucoup plus compliquée. En décrivant les images de ses préparations à l'alcool, il revient à plusieurs reprises, p. 472, 473, 478, sur leur structure. Pour lui, ce sont des paires de disques, ou de plaques, et chaque disque renferme plusieurs éléments. Laissons-le parler lui-même. « Dans chaque moitié de la figure....., dit-il, s'observent deux plaques « chromatiques (superposées comme avant la division longitudinale des deux disques primitifs, voir plus haut, « note (2), p. 30), formées chacune de quatre globules allongés, très avides de carmin, réunis entre eux par « une substance moins chromophile. Ces globules sont groupés deux par deux. Cette composition des éléments « chromatiques de la figure à ce stade et à tous les stades subséquents, est très constante ; seulement les « globules sont plus ou moins nettement séparés les uns des autres ; dans certains cas les quatre globules d'une « même plaque chromatique paraissent soudés en un seul ; d'autres fois la plaque semble constituée de deux « parties ; et alors on reconnaît nettement, dans certains cas, que chacune de ces dernières est manifestement « composée de deux globules, p. 478. »

E. VAN BENEDEN s'est laissé égarer dans sa description par les apparences. Il existe deux groupes de deux bâtonnets, et ceux-ci sont toujours distincts. Que l'on veuille bien se rappeler ce que nous avons dit plus haut, p. 13, des divers aspects sous lesquels les bâtonnets et les groupes eux-mêmes peuvent se présenter, suivant leur position par rapport à l'observateur, et l'on se rendra compte aisément de la plupart des figures de E. VAN BENEDEN. Ainsi, par exemple, les quatre plaques de la FIG. 16 de sa PL. XVII représentent nos quatre bâtonnets, placés en travers du fuseau ; sur les plaques da sa FIG. 17, les bâtonnets sont vus un peu obliquement par une de leurs extrémités. Dans sa FIG. 18, les huits plaques marquent les deux extrémités de chacun des quatre bâtonnets séparés. Il en est de même sur sa FIG. 1, PL. XVIII*bis*, etc. Il serait inutile d'insister davantage.

(2) E. VAN BENEDEN, l. c., p. 471, s'exprime comme suit : « Ce qui frappe tout d'abord ce sont les différences considérables dans le volume, la forme et la disposition des éléments chromatiques dans les deux séries « de préparations. »

§ II. Expulsion du second globule.

Après s'être maintenus pendant un certain temps, qui nous a paru assez long, les asters et le fuseau disparaissent (1), en retournant au protoplasme ordinaire. Les phénomènes que l'on observe à ce moment sont stéréotypés sur ceux que nous avons décrits, à propos du premier globule, p. 33 et 34; nous prions le lecteur de vouloir bien comparer les figures **81** à **85** et **94** avec les figures **41**, **42**, **44** et **45**. Les figures se disloquent, leurs filaments se réticularisent, les granules du cytoplasme et les vacuoles y font irruption, FIG. **85** et **94**, et bientôt les deux groupes nucléiniens se trouvent plongés dans un cytoplasme réticulé qu'on ne pourrait plus distinguer de celui de la FIG. **64**. A cette étape, pas plus qu'aux précédentes, nous n'avons observé de deuthyalosome entourant les bâtonnets, lorsque ceux-ci sont mis au point exactement.

En même temps les groupes se rapprochent; puis l'on voit apparaître dans le cytoplasme interposé, comme lors du premier globule, et de la même manière, un nouveau fuseau, formé seulement de quelques filaments, FIG. **95** (2). Malheureusement, nous n'avons observé qu'une dizaine de figures aussi démonstratives. Elles rappellent les figures **54** à **62**. Les filaments réunissant les deux groupes binaires de bâtonnets sont tout à fait incolores sous l'action du vert de méthyle, et les groupes eux-mêmes n'ont subi aucun changement. L'étape subséquente est marquée par les figures **96** et suivantes qui correspondent aux figures **61** et **62**. Bien qu'il soit très difficile de voir nettement ce qui se passe alors dans l'espace compris entre les deux groupes de bâtonnets, la ressemblance de ces figures avec celles du premier globule est telle que nous nous croyons autorisé à les interpréter de la même manière.

---

(1) Ce fait a été observé par E. VAN BENEDEN, l. c., p. 475. Cependant, d'après lui, le fuseau ne s'évanouit pas totalement, les fibrilles axiales persistent, p. 481, ainsi que nous le dirons tout à l'heure.

(2) E. VAN BENEDEN a vu des fibrilles reliant des groupes nucléiniens, mais il leur accorde une signification différente de la nôtre (voir plus haut, p. 39, note (1) et p. 44, note (3). « Je pense, dit-il à la p. 481, que « ces fibrilles ne sont autre chose que les fibrilles axiales qui, lors de la formation de la seconde figure caryo- « cinétique, rattachaient les éléments chromatiques aux pôles de la figure. Ces pôles confondus dans la plaque « médiane se trouvent par suite de la réduction progressive de cette plaque interposés entre les deux corps « clairs et occupent par conséquent le milieu de la figure pseudokaryokinétique transformée. »

Nous avons admis que la seconde figure s'évanouit complètement avant l'apparition de ces fibrilles, ou de notre fuseau de séparation. D'un autre côté, d'après nous, les deux pôles de la seconde figure ne sont jamais confondus, et la plaque médiane dont E. VAN BENEDEN parle si souvent n'existe pas comme telle. Elle représente probablement l'un des plateaux polaires. Or, en règle générale, ces plateaux disparaissent également. Il nous semble, d'ailleurs, que la plaque médiane des FIG. 3, 4, 5 de la PL. XVIII*bis* de E. VAN BENEDEN n'est pas ce qu'il pense; elle est de récente formation, et correspond à notre plaque séparatrice dont il n'a pas soupçonné l'existence.

Nous admettons donc qu'il se forme au milieu du petit fuseau, une plaque cellulaire qui s'avance dans le cytoplasme et vient séparer le second globule de l'œuf : cette plaque se voit dans la figure 96; ou bien que le mamelon dans lequel se trouve le groupe extérieur s'étrangle à la base. Le second globule serait donc une cellule avec un noyau réduit à l'élément nucléinien, au même titre que le premier, p. 40.

Ce qui est certain c'est que l'un des groupes nucléiniens est expulsé tel qu'il est; à aucun moment les deux groupes ne se réunissent, ni ne se confondent; jamais on n'observe le moindre vestige de division, ou de segmentation, ni la plus petite modification dans la forme et les dimensions de leurs éléments. Aussi trouve-t-on toujours deux des bâtonnets primitifs dans le globule polaire, au lieu de quatre qui se rencontrent invariablement dans le premier; les deux autres restent dans l'œuf.

Les bâtonnets, peu nombreux et relativement volumineux, se distinguent d'ailleurs avec la plus grande facilité, sur les œufs traités par l'alcool, et qui continuent à vivre sur le porte-objets, aussi bien que sur les préparations colorées par le vert de méthyle. Leur séparation est même plus nette, leur aspect plus homogène et plus uniforme sur le vivant qu'après l'action complète des réactifs; ceux-ci en modifient parfois le contenu, en refoulant la nucléine vers les extrémités, ou en y creusant de légères vacuoles. D'ailleurs à l'aide des dissolvants de la nucléine, du carbonate potassique en particulier, on met l'étui plastinien en relief, et sa présence constante prouve que l'on a bien affaire à des bâtonnets véritables, jusque dans le pronucléus femelle, FIG. 99*b*.

Il résulte de nos observations que la formation du second globule n'est que la reproduction de celle du premier, à part le nombre des bâtonnets qui y interviennent. Une seule différence, que l'on pourrait appeler consécutive, les distingue. Nous avons vu que les quatre bâtonnets restés dans l'œuf, après la séparation du premier globule, ne se transforment pas en noyau; ils entrent immédiatement en cinèse au sein du cytoplasme. Il n'en est plus de même lors de l'expulsion du second corpuscule de direction : en effet les deux bâtonnets intérieurs se reconstituent sur le champ en noyau complet.

Les phénomènes qui accompagnent cette reconstitution sont fort simples; ils sont calqués sur ceux qui nous avons signalés et décrits chez divers arthropodes (1). Les granules du cytoplasme, environnant les bâtonnets,

(1) En particulier chez les sauterelles, les araignées et les chilopodes; *La Cytodiérèse*, p. 262, 296, 301.

s'effacent peu à peu sur une certaine étendue, ici assez considérable; une membrane se dessine à la périphérie de cette zone qui devient ainsi le nouveau caryoplasma, et le noyau est achevé, FIG. **96** et **99***a*. Au début, sa membrane est comme formée de granules alignés; ces granules représentent vraisemblablement la section ou les points de jonction des trabécules réticulées qui la constituent, ainsi que nous l'avons dit à plusieurs reprises dans *La Cytodiérèse*. Le noyau lui-même est généralement allongé, parfois panduriforme; on en trouve aussi de sphériques. Mais ce sont là des détails sans valeur. Ajoutons seulement que les deux bâtonnets qu'il renferme sont encore bien visibles, lorsqu'il commence sa marche vers le centre de l'œuf.

L'exposé qui précède, nous n'avons pas besoin de le dire, diffère essentiellement de la description que MM. NUSSBAUM et E. VAN BENEDEN ont faite de l'expulsion et de la constitution du second globule polaire.

NUSSBAUM admet que les bâtonnets subissent, à l'équateur du nouveau fuseau, une seconde division longitudinale, et que, des deux groupes de quatre moitiés, retirés vers les pôles et reconstitués en noyaux, l'un est expulsé tandis que l'autre est maintenu. Il y aurait donc, d'après lui, quatre bâtonnets dans le second globule, comme dans le premier, et quatre également dans le noyau définitif de l'œuf (1).

Pour E. VAN BENEDEN, le deuthyalosome, nous l'avons dit plus haut, p. 44, note (1), se divise longitudinalement, avec les deux disques chromatiques qu'il renferme, en deux moitiés collatérales. Dans la suite, « la figure » exécute, dans le vitellus, une rotation de 90°..... L'axe du fuseau, qui se » confondait, au début, avec l'axe de l'œuf, est venu (ainsi) se placer perpen- » diculairement à cette direction radiaire (2). »

« Des deux corps clairs (moitiés du deuthyalosome), l'un est maintenant » dirigé vers l'extérieur, l'autre vers le centre de l'œuf et l'on voit, entre » eux, une plaque formée par les résidus des éléments fibrillaires et des » plaques stellaires (plateaux) des fuseaux.

« Le corps clair externe, avec les éléments chromatiques qu'il renferme, » va être éliminé pour donner donner naissance au second globule polaire; » le corps clair interne reste dans le vitellus (3). »

(1) M. NUSSBAUM, l. c., FIG. 32—34. — Nous avons déjà fait observer que ces figures représentent le fuseau disloqué, au moment où il se tranforme en protoplasme ordinaire On peut constater sur les figures de NUSSBAUM qu'il n'y a, dans chaque groupe nucléinien, que deux bâtonnets placés en travers du fuseau; seulement sa FIG. 32 indique uniquement les quatre extrémités des deux bâtonnets recourbés, le corps lui-même de ces bâtonnets n'a pas été aperçu.

(2) E VAN BENEDEN; l. c., p. 475.

(3) Id., p. 474.

L'élimination du second globule se ferait par un trou (1), comme celle du premier.

Quant à la constitution nucléinienne du second globule et du pronucléus femelle, voici ce que l'auteur en dit :

Le second globule polaire « renferme deux plaques chromatiques, for-
« mées chacune de quatre globules groupés deux par deux (2). Dans le
« second globule polaire il existe deux corps chromatiques, composés
« chacun de deux parties et chacune de celles-ci se constitue encore de deux
« éléments agglutinés (3). »

En résumé, on trouverait *huit* globules dans le second corpuscule polaire.

« Dans le pronucleus femelle il y a deux amas chromatiques. Chacun
« d'eux se constitue de deux petites masses plus chromatiques composées
« l'une et l'autre de deux bâtonnets vivement colorés (4). »

Il y aurait donc quatre bâtonnets dans chaque amas, et, par conséquent, *huit* bâtonnets dans le pronucléus.

Telle n'est pas la réalité. Il y a *deux* des bâtonnets *primitifs* dans le second globule, et *deux* dans l'œuf.

RÉSUMÉ. — RÉFLEXIONS

Les principaux résultats de nos observations peuvent se résumer de la manière suivante :

Chez l'*Ascaris megalocephala* :

a) L'élément nucléinien typique des œufs jeunes se scinde de bonne heure en huit tronçons, sensiblement égaux, qui se séparent aussitôt en deux groupes quaternaires, et latéraux par rapport à l'axe du fuseau futur, pour constituer les deux taches de Wagner.

b) Celles-ci sont immobiles pendant le développement subséquent et la maturation de l'œuf.

c) A l'entrée du spermatozoïde, tantôt plus tôt, tantôt plus tard, la vésicule germinative se met en mouvement :

Sa membrane se résout.

Une figure caryocinétique apparaît, dont le fuseau est dimidié,

Et qui s'entoure d'asters de divers ordres, remarquables par leur variété et leur complication.

---

(1) E. Van Beneden, p. 482.

(2) Id., p. 480. — Voir aussi p. 483.

(3) Id., p. 504.

(4) Id., p. 504. — Voir aussi p. 479 et 483.

Les taches de Wagner se trouvent dès le début en position équatoriale, chacune sur un demi-fuseau, sans subir de changement, ni de division.

d) Arrivée à la surface de l'œuf, la figure disloquée, divisée, rompue, ou demeurée intacte, s'efface sans laisser de vestige. Elle retourne au cytoplasme ordinaire, réticulé et granuleux, dans lequel les deux taches de Wagner, toujours intactes, demeurent directement plongées, sans donner naissance à de nouveaux noyaux.

e) On voit alors apparaître entre les deux taches un nouveau fuseau, que nous avons appelé fuseau de séparation, sorte de fuseau de sténose; en même temps les bâtonnets s'ordonnent assez souvent sur une rangée.

f) Bientôt l'une des taches est expulsée, avec une portion variable de protoplasme, tout entière et sans avoir éprouvé le moindre changement; l'autre reste dans l'œuf, également telle qu'elle était.

g) Cette dernière sert de point de départ à la seconde figure. Elle se sépare en deux groupes binaires et distincts qui se comportent exactement comme les deux taches primitives de Wagner : en position équatoriale dès l'origine de la figure, ils se maintiennent dans toute leur intégrité, ne subissant ni division, ni fragmentation, ni modifications d'aucune sorte.

h) Les nouvelles figures sont identiques aux premières, ouvertes et dimidiées, très développées en largeur, et riches en asters.

Comme les premières, elles repassent au cytoplasme ordinaire;

Un nouveau fuseau de séparation se montre;

L'un des deux groupes binaires est expulsé tel qu'il est, l'autre reste dans l'œuf;

Celui-ci, seul, s'organise en noyau nouveau, le noyau définitif de l'œuf, muni de caryoplasma et de membrane propre.

Cet exposé nous permet de tirer quelques déductions importantes. Mais il exige aussi quelques mots d'explication sur les caractères de la division en général, et spécialement sur la manière dont l'élément nucléinien se comporte pendant les cinèses successives de l'œuf.

I. La division.

Nous avons affirmé à diverses reprises dans ce travail que les deux cinèses de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* peuvent être ramenées à la cinèse ordinaire.

On y constate en effet les phénomènes suivants : la disparition de la

membrane nucléaire, l'irruption des granules et de l'enchylème protoplasmatiques, la formation d'un fuseau auquel sont attachés les éléments nucléiniens, et qui demeure plongé dans un plasma hyalin, l'apparition de riches et puissants asters, enfin le retour de la figure au cytoplasme ordinaire. Tous ces phénomènes se succèdent dans la cinèse vulgaire.

Cependant, à côté de ces caractères communs, on trouve des différences réelles. Telles sont, pour ne rappeler que les plus importantes, les particularités suivantes :

L'élément nucléinien se trouve, dès le début, à l'équateur de la figure;

Il y forme deux groupes distincts;

L'ascension vers les pôles n'a pas lieu;

Les bâtonnets ne subissent aucune division;

Le fuseau est dimidié à sa naissance;

Les noyaux ne se reforment pas;

Il se forme un nouveau fuseau au sein du protoplasme reconstitué de l'ancienne figure (1).

Ces différences sont assez considérables. Mais sont-elles aussi distinctives qu'on pourrait le croire à la suite d'un examen superficiel?

1° Rappelons d'abord, d'une manière générale, que la cinèse habituelle est soumise à des variations profondes et très étendues. Nous avons appelé récemment l'attention des savants sur ce côté trop négligé du phénomène, dans un chapitre spécial de la *Cytodiérèse* (2). L'une des thèses que nous y avons développées est ainsi conçue : *Les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants; aucun d'eux n'est essentiel.* S'il en est ainsi, on doit s'attendre à trouver encore, surtout dans des cellules spéciales, comme sont les œufs, des variations plus ou moins étendues, insolites ou inconnues peut être, mais qu'il sera toujours possible, selon nous, de rattacher à la cinèse typique par d'autres variations plus simples, ou représentant des étapes intermédiaires. Certains phénomènes de la caryocinèse des acridiens, comparés à ceux de l'*Ascaris*, fournissent la preuve de ce que nous avançons.

(1) E. Van Beneden, l. c., p. 605 à 610, a signalé la première et la troisième de ces différences. Il en énumère plusieurs autres dont la plupart ont été suffisamment discutées dans ce mémoire, ou auxquelles nous toucherons dans ce paragraphe, sans y insister en détail. Nous parlerons spécialement, un peu plus loin, au 6° de la p. 58, de l'une d'elles seulement : de la direction suivant laquelle la division s'effectue. Ces différences ont paru assez importantes au savant de Liége pour séparer la cinèse de l'*Ascaris* de la cinèse ordinaire; il l'appelle « *Pseudokaryokinèse* ».

(2) *La Cytodiérèse*, p. 395 et suivantes.

2° Étudions maintenant d'une manière plus attentive les phénomènes de l'ascaride du cheval.

Nous connaissons les particularités qui accompagnent la formation des taches de WAGNER : la scission du boyau des jeunes œufs en un nombre déterminé et fixe de tronçons séparés et sensiblement égaux, l'accumulation de ces bâtonnets sur une zone restreinte, enfin leur séparation en deux groupes latéraux de même valeur.

Les deux premiers de ces phénomènes se succèdent régulièrement pendant la première phase de la cinèse ordinaire, jusqu'à la formation de la couronne équatoriale. Quant à la séparation subséquente de la couronne en deux groupes latéraux, elle n'est pas sans exemple; elle a lieu, nous l'avons démontré avec certitude, dans certaines cellules testiculaires des sauterelles. Supprimons le fuseau de la FIG. 39, PL. II, de la *Cytodiérèse*, et nous aurons exactement la vésicule germinative de l'*Ascaris megalocephala* avec ses deux taches de WAGNER en position équatoriale et latérale. A la manière dont ces taches se forment, ne pourrait-on pas supposer que le fuseau naît ici tardivement, que sa formation est reculée jusqu'au moment de la pénétration des spermatozoïdes? Après la première phase de la division, il y aurait donc, chez l'*Ascaris*, un point d'arrêt, beaucoup plus prolongé que dans la cinèse habituelle; la phase équatoriale de la FIG. 39 des sauterelles persisterait jusqu'au réveil de la vésicule germinative. Cette interprétation ne nous paraît pas dénuée de fondement; elle rend bien compte de l'immobilité des taches de WAGNER et de leurs éléments pendant le développement et la maturation de l'œuf.

Après la pénétration de l'élément mâle, la cinèse reprend son cours et s'achève sans revenir aux étapes antérieures. La membrane nucléaire se résout, le fuseau et les asters s'élaborent. Les groupes nucléiniens étant déja séparés, on conçoit que le fuseau puisse être double à sa naissance. Lorsque celui-ci est achevé, les deux amas de bâtonnets reprennent leur marche latérale, comme cela se voit sur nos FIG. 40 et 41 des acridiens. Nous avons expliqué, à la p. 25, les différences qui se manifestent ultérieurement dans les deux sortes de figures, en tenant compte de la soudure des filaments dans le plateau terminal chez l'*Ascaris*.

En résumé, il suffit d'admettre que la cinèse s'exécute en plusieurs temps, et que la seconde phase se déroule comme chez les acridiens, et ceci est un fait, pour rattacher les phénomènes les plus divergents de l'ascaride du cheval à ceux de la cinèse, et pour trouver l'explication naturelle de la dimidiation des figures et de la suppression de l'ascension des bâtonnets vers les pôles.

3° Quant à l'absence de division longitudinale et transversale des bâtonnets eux-mêmes, elle ne constitue pas un fait isolé. Nous avons décrit, dans les divers groupes d'arthropodes, plusieurs exemples de dislocation de la couronne équatoriale sans division préalable de leurs éléments (1).

4° Les remarques que nous avons faites, à la p. 40, sont suffisantes pour montrer que l'inachèvement des noyaux, après la cinèse, ne peut servir à établir une différence radicale entre les phénomènes typiques et ceux de l'*Ascaris*. Nous avons ajouté, d'ailleurs, que l'on observe parfois un commencement de reconstitution nucléaire, dans les globules polaires, mais ce mouvement s'arrête en chemin. Dans tous les cas, le noyau femelle se complète. Enfin l'inachèvement du noyau, dans les globules polaires, et à l'intérieur de l'œuf, à l'issue de la première cinèse, s'expliquerait aisément. Les globules polaires sont destinés à disparaître. Les éléments restés dans l'œuf entrent immédiatement en cinèse : on pourrait presque dire que la membrane nucléaire n'a pas le temps de s'élaborer; et puis, à quoi servirait cette membrane, puisqu'elle doit s'évanouir sur-le-champ? Seuls, les bâtonnets qui sont conservés dans l'œuf, après la seconde cinèse, auront une fonction à remplir; aussi s'entourent-ils constamment d'un caryoplasma et d'une membrane, suivant les procédés habituels, p. 51.

5° L'apparition d'un second fuseau, indépendant de l'ancien, après le retour de la figure au cytoplasme, est un phénomène plus étrange que les précédents, et qui, à notre connaissance, n'a pas été signalé dans la cinèse ordinaire.

On pourrait peut-être considérer ce fuseau comme l'indication d'une troisième étape, d'un troisième temps de la cinèse chez l'*Ascaris*. Il représenterait le faisceau bien connu de filaments connectifs, interposé aux groupes de bâtonnets pendant leur marche vers les pôles ; seulement ce faisceau serait différent de l'ancien fuseau.

Nous croyons cependant qu'il est préférable de recourir à une autre interprétation.

Lorsque ce fuseau apparaît, la cinèse est terminée, car elle finit avec le stade des FIG. **51** à **53**. En effet, c'est ainsi qu'elle se clôt dans le sac embryonnaire des végétaux, et dans les cellules multinucléées si nombreuses du testicule des animaux. Nous avons fourni la preuve de cette assertion, à plus d'un endroit de la *Cytodiérèse*, en ce qui concerne les arthropodes (2);

(1) Nous avons résumé nos observations et nos vues à ce sujet aux p. 330 à 332, 404 de la *Cytodiérèse*.

(2) *La Cytodiérèse*, p 383 à 388; PL. II à V, FIG. 34, 49, 74 à 76, 110, 126, 153 à 156, 185.

les asters, le fuseau, avec la plaque cellulaire qu'il porte si souvent, retournent constamment au protoplasme ordinaire, et alors il ne reste plus trace de cinèse; la cellule et les nouveaux noyaux ont repassé à l'état quiescent. Or, les trois figures précitées sont identiques à celles des insectes et des arachnides au stade correspondant, hormis que les groupes nucléiniens n'y sont pas des noyaux complets. Ceux-ci ne se reforment pas chez l'*Ascaris*, la cinèse y est donc achevée.

Il en résulte que le second fuseau est une production étrangère à la cinèse proprement dite. On pourrait le comparer à ces sortes de fuseaux qui se marquent assez souvent entre les noyaux du sac embryonnaire, peut-être aussi dans les cellules testiculaires multinucléées, au moment où le protoplasme commun va se partager en cellules nombreuses, et qui sont également indépendants des cinèses antérieures. Il présente aussi une ressemblance frappante avec le faisceau filamenteux qui relie les moitiés nucléiniennes d'un noyau en voie de sténose, en particulier avec celui de la vésicule elle-même de l'*Ascaris*, FIG. **100***a*, ainsi que nous l'avons insinué déjà dans ce travail.

Nous nous trouverions donc ici en présence d'une espèce de sténose greffée sur une cinèse. Celle-ci, considérée dans son ensemble, comme nous l'avons fait plus haut, aurait pour but de séparer l'élément nucléinien en deux groupes égaux, et de reporter ces derniers à la périphérie de l'œuf où la figure est entraînée; l'autre pourvoirait à la division cellulaire. En d'autres termes, la division du noyau et la division du protoplasme se feraient séparément. Dans la cinèse habituelle la plaque de séparation se forme dans le fuseau cinétique, qui sert ainsi, à la fois, à la caryodiérèse et à la plasmodiérèse; chez l'*Ascaris megalocephala*, les deux divisions seraient accomplies par deux procédés distincts, comme dans les cellules multinucléées susmentionnées.

6° D'après E. VAN BENEDEN, la principale différence entre la cinèse ordinaire et celle qui donne naissance aux globules polaires consiste en ce que, dans la première, la division se fait dans un plan perpendiculaire à l'axe de la figure, tandis que, dans la seconde, elle a lieu suivant cet axe. D'après lui, « cette considération est décisive; » elle suffirait à elle-seule pour justifier son opinion, à savoir : que « la genèse des globules polaires ne peut « pas être assimilée à une division karyokinétique (1). »

(1) E. VAN BENEDEN; l. c., p. 605 et suivantes.

Est-il bien certain que la division s'exécute de cette façon chez l'*Ascaris megalocephala ?*

Cette question ne nous paraît pas avoir été tranchée par les observations de E. Van Beneden. On ne peut tenir compte de sa description de la division du corps chromatique unique, des disques et des corpuscules qui le composent, car cette division n'existe pas, cela est certain; son argumentation pèche donc par la base. Ensuite il n'a pas eu connaissance du fuseau de séparation. Or, sa présence peut changer le sens de la division par rapport à la figure cinétique primitive. Enfin, la position relative des deux groupes nucléiniens peut varier, avant ou après la disparition de cette figure, et modifier par là la direction suivant laquelle s'exécutera la division.

Un mot d'explication sur ces deux dernier points.

La division, nous le savons, s'exécute dans un plan perpendiculaire à la direction du fuseau de séparation. Pour découvrir dans quel sens la division se fait par rapport à l'axe de l'ancienne figure, il faut déterminer la position du second fuseau par rapport au premier. Cette détermination n'est pas facile.

On se rappelle que les deux groupes nucléiniens des figures du premier et du second globule sont toujours situés à l'équateur; la ligne qui les joint est donc toujours dans le plan équatorial, et suffit pour déterminer approximativement la direction de l'axe de la figure, même après la disparition de cette dernière; mais à une condition : il faut supposer qu'ils sont immobiles, ou qu'ils conservent exactement leur position relative. Mais cette position peut changer :

a) Pendant la dislocation violente de la figure;

b) Après le retour au protoplasme. Car nous avons vu que les groupes se rapprochent alors plus ou moins, et il serait, semble-t-il, assez difficile d'admettre que ce mouvement s'exécute toujours uniformément et exactement suivant la droite qui les réunissait dans la figure. Dans tous les cas, on ne saurait prouver qu'il en est ainsi. Nous avons même recueilli un certain nombre de faits qui parlent dans un sens opposé. En effet nous avons remarqué des images en voie de reconstitution protoplasmatique, comme celles des FIG 49 et 50, dans lesquelles les groupes nucléiniens, au lieu de rester latéraux, devenaient superposés ou très obliques par rapport à l'axe du fuseau, encore indiqué par la position des deux plateaux persistants. Dans ce cas la ligne, qui joint les groupes, de perpendiculaire est devenu parallèle ou oblique à cet axe. On se tromperait donc du tout au tout sur l'orientation

de la figure primitive et par conséquent sur le sens de la division par rapport à son axe, après l'évanouissement des plateaux. Rien ne prouve qu'il n'en est pas ainsi dans bien de cas. Ce qui est certain, c'est que nous avons rencontré une dizaine de figures semblables à la FIG. 56. Cette figure est identique aux FIG. 49 et 50; seulement le fuseau de séparation y est en voie de formation. Les deux groupes nucléiniens s'éloignent l'un de l'autre, *suivant l'axe de l'ancienne figure*, reconnaissable encore aux plateaux *p*. Le nouveau fuseau est donc parallèle à l'ancien, et les groupes nucléiniens y occupent exactement la place des couronnes polaires ordinaires. Cette figure rappelle la cinèse qui s'exécute à l'intérieur d'un noyau.

Ce n'est point tout. Le nouveau fuseau vient introduire de nouvelles complications. Non seulement parce que la position relative des groupes a pu changer auparavant, comme nous venons de dire, mais parce qu'il peut naître obliquement par rapport à la droite qui les unit, ou s'incurver après sa formation; nous avons en effet rencontré plusieurs fuseaux incurvés comme celui de la FIG. 54. De cette façon, au lieu d'être perpendiculaire à l'ancien, il pourrait facilement lui devenir parallèle, comme dans la FIG. 56.

Or, dans le cas où les deux fuseaux sont parallèles, la division s'exécute *comme dans la cinèse ordinaire*, c'est-à-dire, dans le plan perpendiculaire à l'axe du fuseau, et nullement dans un plan diamétralement opposé, ou parallèle à cet axe, comme le voudrait E. Van Beneden. Dans les autres cas, il est impossible de déterminer avec certitude le sens de la division. Nous croyons que la direction de la division par rapport à l'axe de la figure primitive n'a rien de fixe, parce que l'orientation du nouveau fuseau par rapport à l'ancien ne présente elle-même rien de fixe; elle dépend de plusieurs circonstances, variables d'un œuf à l'autre.

La thèse de E. Van Beneden ne peut donc se soutenir.

Mais, alors même que les choses se passeraient comme ce savant les a décrites, on ne pourrait encore, nous l'avons fait remarquer ailleurs (1), admettre sa conclusion, car le même mode de division se présente dans la cinèse ordinaire de certaines cellules testiculaires.

(1) Voir p. 260 de la *Cytodiérèse*. Dans la note (2), on lit ce qui suit. L'argument de E. Van Beneden « perd sa valeur en présence des faits que nous venons de décrire dans les cellules testiculaires des « sauterelles; en effet la caryocinèse s'y fait également, dans certaines circonstances, par le procédé qui, d'après « E. Van Beneden, serait caractéristique de la formation du globule polaire.... Ces faits indiquent que la « division qui se fait suivant le plan passant par le grand axe du fuseau, ou la ligne qui réunit les asters, doit « être considérée comme un cas particulier de la division cinétique ordinaire. »

II. L'élément nucléinien.

1° Les bâtonnets nucléiniens ne subissent pas de modifications sensibles pendant la maturation de l'œuf, ni surtout durant les deux cinèses. Leur volume reste le même. Ils ne s'allongent pas, ils ne s'épaississent pas. A toutes les époques, ils se colorent avec la même facilité et la même intensité par le vert de méthyle, et le carbonate potassique enlève tout leur contenu. Autant qu'il est possible d'en juger par nos moyens actuels d'investigation, la nucléine n'augmente, ni ne diminue pendant la formation des deux globules polaires. Aussi, selon nous, rien ne justifie cette assertion de E. Van Beneden (1) : « La quantité de substance chromatique paraît augmenter pendant la période d'évolution de l'œuf que nous avons considérée. »

C'est seulement après la formation définitive du pronucléus femelle que les deux bâtonnets qu'il renferme se modifient. Mais nous n'avons pas à nous occuper de ces modifications dans le présent travail.

2° Des huit bâtonnets primitifs de la vésicule germinative, il n'y en a que deux qui sont utilisés pour l'élaboration du noyau définitif de l'œuf; les six autres sont éliminés : quatre avec le premier, deux avec le second globule. Cette conclusion est certaine, quel que soit du reste le mode d'expulsion que l'on juge bon d'adopter, et l'idée que l'on se fasse de la nature soit nucléaire, soit cellulaire des globules polaires.

Or, nous venons de voir que les bâtonnets sont sensiblement égaux et qu'ils ne subissent pas de modification durant les cinèses. Il s'en suit nécessairement que les trois quarts de la nucléine *qui était renfermée dans la vésicule germinative*, avant la pénétration du spermatozoïde, sont expulsés. Cependant E. Van Beneden est d'un avis tout différent. « Le but de « l'élimination qui se fait dans les globules polaires, dit-il, ne peut donc pas « être de diminuer la quantité de substance chromatique du nucléole de « l'œuf; cette expulsion ne peut être conçue que comme une épuration. » D'après nos observations, c'est le contraire qu'il faut affirmer sans hésitation.

Du reste, les idées de notre savant collègue sur la soi-disant épuration de la nucléine s'appuient sur de faux supposés. On pourra en juger par le

(1) E. Van Beneden; l. c., p. 503. Voici le texte de l'auteur. « Je ne puis pas négliger de faire observer « cependant que la quantité de substance chromatique paraît augmenter pendant la période de l'évolution de « l'œuf que nous avons considérée; la source de cet accroissement ne peut se trouver que dans le protoplasme « ambiant (?). Le même fait s'observe dans la multiplication cellulaire (?). Le but de l'élimination qui se fait « dans les globules polaires ne peut donc pas être de diminuer la quantité de substance chromatique du nu- « cléole de l'œuf; cette expulsion ne peut être conçue que comme une épuration. »

passage suivant qui forme comme la synthèse de son travail en ce qui concerne l'élément nucléinien.

« J'ai revu, dit-il, toute la série de mes préparations et j'ai pu m'assurer « de la façon la plus positive que la constitution des disques nucléolaires « se retrouve à tous les stades du développement, non seulement dans la « figure ypsiliforme et dans la seconde figure pseudokaryokinétique, mais « dans chacun des globules polaires et jusque dans le pronucleus femelle. « Les deux disques restent constamment distincts l'un de l'autre, sans « jamais ce confondre et l'épuration des disques par la formation des glo- « bules polaires, semble intéresser chacun des éléments qui entrent dans la « composition de chacun d'eux. Chaque disque se constitue de deux éléments « de premier ordre, composés chacun de deux éléments de second ordre « et peut-être ceux-ci sont-ils encore décomposés en deux éléments de « 3e ordre. L'union entre les éléments est d'autant plus intime, que ces « éléments appartiennent à un ordre plus élevé, en ce sens que si les élé- « ments de premier ordre sont presque toujours bien distincts, à tous les « stades du développement, ils est souvent difficile de distinguer l'un de « l'autre deux éléments de second ordre et plus encore de reconnaître les « composition dualistique de ces derniers. Parfois tous les éléments d'un « même disque paraissent confondus. Mais tout porte à croire que cette « confusion n'est qu'apparente. » Or, d'après nos observations :

a) Les disques n'existent pas;

b) Il n'y a pas d'éléments de premier, de second, ni de troisième ordre : il y a huit bâtonnets égaux, disposés en groupes latéraux égaux, dans la vésicule et dans les figures;

c) La constitution de l'élément nucléinien diffère totalement de la première figure à la seconde, du premier au second globule polaire et au pronucléus femelle. Dans la première figure, il y a deux groupes de quatre bâtonnets, dans la seconde deux groupes de deux; dans le premier globule il y a quatre bâtonnets, dans le second et le pronucléus il n'y en a que deux;

d) Six bâtonnets sont expulsés, et deux conservés intégralement et tels qu'ils étaient dès l'origine, sans avoir par conséquent subi, ni l'un ni l'autre, la moindre déperdition de substance.

Il ne peut donc être question d'épuration *intéressant chacun des éléments qui entrent dans la composition de chaque disque*.

D'ailleurs nous devons avouer que ce passage se concilie difficilement avec d'autres passages de l'auteur. E. VAN BENEDEN est, comme MINOT et

Balfour, partisan de l'hermaphroditisme cellulaire; en outre il admet comme probable la séparation des éléments chromatiques mâles et femelles au sein du noyau. « S'ils restent distincts, dit-il, p. 529, dans les deux premières « sphères de segmentation, il est probable qu'il en est de même dans toutes « les cellules qui en dérivent. » Et plus loin, p 611, il ajoute : « si les « cellules des tissus sont hermaphrodites, les œufs doivent être dans le « même cas; ils sont de par toute leur histoire et surtout de par leur ori- « gine de simples cellules. Le caractère sexuel femelle de l'œuf prend nais- « sance seulement après l'expulsion des globules polaires...... Ceux-ci se « constituent de l'ensemble des éléments mâles du noyau ovulaire. »

Donc E. Van Beneden admet que l'œuf est une cellule ordinaire, et que, dans les cellules ordinaires, les éléments mâles demeurent séparés des éléments femelles. Comment comprendre alors que *chaque élément chromatique* de l'œuf, indistinctement, doive subir une double épuration, dans le but de séparer de l'élément femelle l'élément mâle, qui en a toujours été distinct.

Dans l'hypothèse de la séparation permanente des éléments chromatiques, la simple expulsion de l'élément mâle suffit pour rendre unisexuel le noyau de l'œuf; toute épuration devient inutile.

En tout cas, il est certain pour nous que cette épuration n'existe pas chez l'*Ascaris megalocephala*.

3° Dans la note abrégée que nous avons déjà citée (1), Zacharias émet l'opinion suivante : eu égard à leur masse protoplasmatique, les spermatozoïdes semblent posséder plus de nucléine que les œufs; d'où il conclut que l'œuf, après la fécondation, renferme plus de nucléine qu'auparavant, proportionnellement à ses autres éléments.

Selon nous, Zacharias exagère la pauvreté des œufs en nucléine, parce qu'il prend leurs nucléoles nucléiniens pour des nucléoles plasmatiques(2). Les œufs de l'*Ascaris megalocephala*, nous l'avons dit, sont riches de cette substance. Pour autant qu'on puisse en juger par l'observation microscopique, ils renferment, relativement à leur masse protoplasmatique, autant de nucléine que les spermatozoïdes dont le corps cellulaire est volumineux et le noyau petit.

(1) Zacharias : *Bericht. d. deutsch. bot. Gesellsch.* — Tirage à part. « Die männlichen Zellen, dit-il, « im Verhältniss zu ihrer Zellplasmamasse eher mehr als weniger Kernmasse enthalten als die weiblichen, « so wird das befruchtete Ei im Verhältniss zu seinen sonstigen Bestandtheilen mehr Nuclein enthalten als « das unbefruchtete. »

(2) Voir, plus haut, p. 8.

Mais avant d'aborder cette question il faudrait se mettre d'accord sur un point essentiel : que doit-on entendre par *masse protoplasmatique* de l'œuf? Les plaques vitellines en font-elles partie, ou bien faut-il les en exclure? Il conviendrait peut-être d'en faire abstraction. Car ces plaques ne sont que des enclaves nourricières; elles ne font pas partie intégrante du protoplasme proprement dit; après leur disparition, ce dernier n'en conserve pas moins son intégrité. Or, si l'on exclut cette partie accessoire mais volumineuse, la masse de l'œuf est singulièrement réduite, et le rapport entre sa portion protoplasmatique et sa portion nucléinienne augmente proportionnellement en faveur de cette dernière. En envisageant les choses de cette façon, on pourrait affirmer que les œufs de l'*Ascaris megalocephala* renferment notablement plus de nucléine que les spermatozoïdes, relativement à leur corps cellulaire.

D'ailleurs, serait-on autorisé à poser en thèse générale que les spermatozoïdes renferment, relativement à leur portion protoplasmatique, plus de nucléine que les œufs? Nous ne le croyons pas. Nous pourrions citer plusieurs exemples à l'appui de notre opinion. Ainsi, eu égard à leur masse totale, les spermatozoïdes de *Lithobius* sont plus pauvres en nucléine que leurs œufs. Il en est de même chez les *Velia* et beaucoup d'autres insectes, dont les spermatozoïdes possèdent une queue si épaisse et d'une longueur si considérable, tandis que leur portion nucléinienne est extrêmement réduite, parfois à peine perceptible(1).

Zacharias considère le rapport entre la quantité de nucléine des deux cellules sexuelles relativement à leur masse plasmatique. Il serait peut-être préférable de tenir compte seulement, dans l'interprétation des phénomènes de la fécondation, du rapport existant entre les quantités absolues de cette substance renfermée dans chacune d'elles.

Cette réflexion est suggérée naturellement par les phénomènes qui s'observent chez l'ascaride du cheval. Absolument parlant, les œufs de cet ascaride possèdent une quantité beaucoup plus considérable de nucléine que ses spermatozoïdes. *Ce n'est qu'après l'expulsion des deux globules que ces quantités deviennent sensiblement égales.* Il en résulte que l'œuf fécondé ne possède que la *moitié* environ de la nucléine qui était contenue dans la vésicule germinative, ou dans l'œuf non fécondé; il renferme, en effet, la valeur de quatre bâtonnets seulement : deux du noyau ovulaire et deux du noyau spermatique (fig. **63**, **72**, **85**, **94**).

---

(1) On peut s'en assurer en parcourant les planches du mémoire de Gilson; *Etude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes*. La Cellule, tom. I, 1885.

Ainsi, de fait, l'expulsion des deux globules polaires, chez l'*Ascaris megalocephala*, aboutit à ce résultat : elle établit un rapport d'équation approximative entre les quantités absolues de nucléine de la cellule mâle et de la cellule femelle, par l'élimination de la quantité excédante contenue dans la vésicule germinative.

Ce rapport existe-il également chez les autres animaux? L'avenir seul peut le dévoiler.

4° Le noyau primitif de l'œuf subit aussi, dans ses autres parties constituantes, une transformation complète pendant les cinèses.

Sa membrane disparaît comme telle.

Les éléments de son caryoplasma se mélangent alors intimement avec ceux du cytoplasme. Pendant la première cinèse, l'écartement des deux moitiés du fuseau éloigne de plus en plus les groupes nucléiniens de leur milieu primitif; la rupture qui peut survenir ensuite les rejette à des distances plus considérables encore, au milieu du protoplasme de l'œuf. Enfin celui-ci se précipite de nouveau dans la figure, au moment de sa disparition.

Les mêmes phénomènes se répètent à la seconde cinèse.

Ces mouvements multiples et ces transformations répétées produisent nécessairement la dispersion de tous les éléments plasmatiques de la vésicule, et leur mélange intime avec la masse ovulaire. Seuls les bâtonnets nucléiniens se maintiennent, comme éléments figurés de l'ancien noyau, à travers ces évolutions nombreuses.

Il en résulte que la membrane et le caryoplasma du noyau définitif, qui s'élabore seulement à la fin de la seconde cinèse, sont des parties toutes nouvelles; les bâtonnets ont changé de milieu. La vésicule germinative a donc subi de ce chef une régénération totale (1).

Mais en même temps elle a perdu de son volume. On peut s'en assurer en comparant la vésicule des FIG. **7** à **9**, **13***b* avec le noyau, n^3, de la FIG. **97**. Le noyau définitif acquiert sensiblement le même volume que le noyau spermatique; on peut déjà constater cette égalité sur notre FIG. **97**,n^3 et *ns*(2).

(1) E. VAN BENEDEN est d'un avis différent. Pour lui, le prothyalosome se maintient pendant les cinèses, et l'on en retrouve une partie dans le noyau définitif de l'œuf; cette partie correspond à notre portion plasmatique. « La partie claire du pronucleus femelle, dit-il à la p. 508, dérive, au même titre que la partie achro- « matique de ces globules (globules polaires), du prothyalosome de la vésicule germinative de l'œuf. »

(2) L'égalité entre les deux noyaux arrivés au milieu de l'œuf a été signalée par M NUSSBAUM et E. VAN BENEDEN. Nous n'avons pas à nous occuper davantage de ces noyaux.

La discussion qui précède a eû pour but de nous faire entrevoir les conséquences qui résultent de la formation des globules polaires pour la constitution du noyau définitif de l'œuf.

Chez l'*Ascaris megalocephala* les deux cinèses successives ont pour effet :

1° La dissolution de la vésicule germinative, et la dispersion de tous ses éléments plasmatiques dans le cytoplasme de l'œuf, les deux taches de Wagner restant seules intactes.

2° L'élimination, sans division ni épuration préalable, d'une tache de Wagner d'abord, de la moitié de l'autre ensuite; au total, de six bâtonnets sur huit que le noyau renfermait primitivement;

3° L'élaboration d'un noyau nouveau, à l'aide des deux bâtonnets restants, seuls éléments qui aient appartenu à la vésicule germinative.

Comparé à l'ancien, le noyau régénéré est réduit dans toutes ses parties: il est diminué des trois quarts dans sa portion nucléinienne; il l'est aussi dans son nouveau caryoplasma.

Grâce à cette réduction, il s'établit *de fait* une équation approximative entre le noyau ovulaire définitif et le noyau spermatique, surtout quant à leurs éléments nucléiniens.

Tels sont les faits qui s'observent dans l'ascaride du cheval.

Loin de nous d'ailleurs la pensée de trop les généraliser en voulant les appliquer tous aux autres animaux.

Notre travail est terminé.

Son titre indique assez que nous n'avons pas eu l'intention de nous occuper aujourd'hui des phénomènes intimes de la fécondation. Qu'on nous permette cependant une réflexion générale qui rentre dans notre sujet.

Plusieurs biologistes considèrent aujourd'hui l'élément nucléinien comme le siège spécial, ou même exclusif, de la sexualité; on parle en effet d'élément chromatique mâle et d'élément chromatique femelle. Les éléments chromatiques mâles de la vésicule seraient expulsés avec les globules polaires, les éléments femelles seraient maintenus dans l'œuf et se retrouveraient dans son noyau définitif; le contraire aurait lieu dans le noyau de la cellule spermatoblastique pendant la formation du spermatozoïde.

Cette théorie est-elle fondée?

a) Nous n'avons pas réussi jusqu'ici, malgré les recherches les plus attentives, à trouver une différence entre les divers éléments nucléiniens, par l'application des réactifs. Tous les dissolvants de la nucléine agissent également

sur l'élément prétendument hermaphrodite, mâle ou femelle. C'est ainsi que chez l'*Ascaris* ils l'enlèvent indistinctement dés huit bâtonnets. Ils l'enlèvent également de la tête des spermatozoïdes en général; ce fait a été démontré dans la *Biologie*, et nos recherches sur ce point ont été confirmées par celles de ZACHARIAS (1).

Le vert de méthyle, il est vrai, colore en général plus facilement les cellules spermatiques que les taches de WAGNER, mais les exceptions ne manquent pas. Ce réactif colore aussi facilement et aussi intensément les taches de WAGNER (2) de notre *Ascaris* que le noyau de ses spermatozoïdes. En outre, les huit bâtonnets prennent également le réactif : impossible de saisir la moindre différence entre les deux qui seraient femelles et les six autres qui seraient mâles. D'un autre côté, il est des spermatozoïdes, comme ceux des *Lithobius*, qui ne se colorent en aucune façon, et dans lesquels on ne trouve rien, même à l'aide des dissolvants, qui rappelle la tête, ou le noyau des cellules mâles ordinaires. Avec l'âge, les spermatozoïdes de plusieurs animaux se colorent difficilement, ou cessent même de se colorer, comme les taches de WAGNER de certains œufs (3). On ne saurait donc non plus, sous ce rapport, signaler une différence essentielle entre les deux sortes d'éléments nucléiniens.

Restent l'étui plastinien ou, si l'on veut, le substratum achromatique, et le plasma intérieur mélangé à la nucléine.

Le premier se comporte partout de la même manière sous l'influence des dissolvants de la nucléine : à preuve nos FIG. **31***b*, **35***b*, **42***c* et **99***b*, et des liquides digestifs artificiels (4). Quant aux plasmas, nous ne possédons jusqu'ici aucun moyen de les distinguer l'un de l'autre au sein de l'élément nucléinien.

En se plaçant au point de vue morphologique, on se heurte aux mêmes difficultés; les huit bâtonnets de l'*Ascaris megalocephala*, par exemple, présentent apparemment tous les mêmes caractères.

Pour le moment, il faut donc faire appel à des propriétés cachées, à des substances inconnues ou a des différences invisibles de structure, pour appuyer la sexualité propre aux éléments nucléiniens.

b) Nous avons montré plus haut que les œufs, issus par sténose et

(1) *Ueber den Nucleolus*; Bot. Zeit., 1885, nos 17-19 — P. 10, note (1), du tirage à part.

(2) Voir plus haut, p. 7, note (4).

(3) *Biologie*, p. 227.

(4) *Biologie*, p. 231.

dont le noyau ne renferme que quatre bâtonnets, entrent en cinèse et produisent des figures identiques à celles du second globule.

Que se passe-t-il ensuite dans ces œufs?

Nous n'avons pu en juger avec certitude, car nous n'avons point rencontré de stades ultérieurs. Ne pourrait-on pas admettre qu'il se forme alors un seul globule polaire, renfermant deux bâtonnets, et représentant par conséquent le second globule? Le premier ferait défaut ; la tache qui aurait dû le constituer est en effet devenue le noyau de l'une des deux cellules. Les deux bâtonnets restés dans chacune des moitiés constitueraient leur pronucléus femelle. S'il en était ainsi, le groupe qui est d'ordinaire expulsé posséderait la même valeur que celui qui est conservé; il serait capable de cinèse, et pourrait donner naissance au noyau définitif de l'œuf.

Nous regrettons vivement de n'avoir pu constater sur de pareils œufs l'expulsion du globule polaire, et l'élaboration du noyau femelle dans les deux cellules qui se tiennent encore. Car ce phénomène aurait une importance théorique des plus considérables. Si cette reconstitution avait lieu, elle fournirait la preuve péremptoire que les bâtonnets, rejetés avec le premier globule, ne sont pas tous des bâtonnets mâles, ou plutôt qu'il n'y a ni bâtonnets mâles, ni bâtonnets femelles. La cinèse simultanée des deux groupes nucléiniens, dans les œufs en voie de sténose, ajoute donc un nouvel intérêt à l'étude de l'*Ascaris megalocephala*.

c) S'il était démontré que l'élément nucléinien est le siège de la sexualité, l'égalité qu'il présente, dans le noyau ovulaire et le noyau spermatique, deviendrait une donnée précieuse, pour expliquer la part approximativement égale d'influence que les éléments mâle et femelle exercent dans l'œuf, après la fécondation. Mais cette démonstration, nous venons de le dire, n'a pas été fournie. L'observation microscopique et l'analyse microchimique ne lui semblent même pas favorables pour le moment. Plusieurs observateurs ont élevé d'autres objections contre cette théorie (1).

On se demande d'ailleurs, avec certains auteurs, pourquoi les noyaux ne pourraient pas agir par leur caryoplasma, aussi bien que par leur élément nucléinien, surtout si l'on admet avec nous qu'il est organisé. Pourquoi, d'autre part la portion protoplasmatique du spermatozoïde, si minime soit-elle, resterait-elle étrangère aux propriétés nouvelles de la cellule repro-

(1) Voir Ch. Van Bambeke : *Pourquoi nous ressemblons à nos parents*; Bul. de l'Ac. roy. de Belg. 1885, n° 12. — Tirage à part, p. 35.

ductrice? A défaut de preuve positive, il faudrait au moins justifier cette double exclusion, admise implicitement, pour pouvoir affirmer que la sexualité est l'apanage exclusif des éléments chromatiques. Personne ne l'a fait avec succès jusqu'ici.

En attendant cette démonstration, nous continuerons à admettre que les cellules mâle et femelle concourent à la fois, par leur noyau et leur protoplasme, à la production de la cellule-œuf.

La fécondation fait de l'œuf une production nouvelle, une entité organique nouvelle. Dans cet acte suprême - la cellule mâle et la cellule femelle - se fusionnent intimement, protoplasme à protoplasme, noyau à noyau, en - perdant leur individualité propre pour constituer une individualité nouvelle, l'œuf fécondé ou la cellule de segmentation (1). - En effet les éléments de la cellule ovulaire sont complétement remaniés, pendant cette fusion, non seulement son noyau, mais son protoplasme. La plupart des observateurs admettent aujourd'hui la fusion des noyaux — que cette fusion se fasse avant, ou pendant la cinèse (E. Van Beneden), qu'elle se fasse de telle ou tellē façon, il importe fort peu. — Quant à la fusion du protoplasme, elle s'observe avec la plus grande facilité dans la conjugaison des végétaux; elle s'observe également chez l'*Ascaris megalocephala*. En traitant les œufs de cet animal par le vert de méthyle(2), le brun Bismarck, etc., on peut constater l'union intime qui s'établit entre le réticulum puissant de la cellule mâle(3) et celui de l'œuf, après que l'enchylème, répandu dans ses mailles, s'est dissous dans l'enchylème ovulaire. La cellule mâle de l'*Ascaris,* qui est très volumineuse et très dense, déverse donc une quantité considérable de principes nouveaux dans le protoplasme de la cellule femelle; elle contribue en outre à lui donner une nouvelle structure : elle lui imprime, pour ainsi dire, son cachet. On ne pourrait donc affirmer, sans preuves suffisantes, que c'est le noyau seulement, encore moins le seul élément chromatique du spermatozoïde, qui communique à l'œuf les propriétés du père.

Mais ce n'est pas ici le lieu de discuter plus longuement ces questions délicates; nous avons seulement voulu montrer que la théorie attribuant la

(1) *Biologie*, p. 187.

(2) Le vert de méthyle colore généralement le corps du spermatozoïde en bleu, ou en bleu violacé; cette coloration le fait distinguer aisément dans l'œuf.

(3) Nous avons indiqué le réticulum plastinien dn spermatozoïde avant et après après sa pénétration dans l'œnf, à la p. 9, FIG. 202*d*, et à la p. 10, FIG. 215(2) du *Prospectus de la Biologie*, et nous considérions déjà alors le corps brillant comme étant dû à un dépot enchylémateux s'accumulant dans les mailles de ce réticulum.

sexualité exclusivement à l'élément chromatique n'est nullement établie par les faits, et qu'elle n'est point nécessaire, pour expliquer les propriétes mixtes de la cellule reproductrice.

Nous finissons en émettant un vœu.

Nos lecteurs trouverons sans doute que nous n'avons pas exagéré en signalant, au début de ce travail, le désaccord le plus complet entre les observateurs qui se sont occupés de la vésicule germinative et des globules polaires de l'*Ascaris megalocephala*. Nous désirons vivement que cette étude soit reprise par un savant désintéressé et habitué à l'observation des phénomènes de la division.

Nous avons cherché la vérité.

La science a tout intérêt a être fixée sur les questions que nous venons de passer en revue, car la plus grande incertitude règne encore sur la plupart des problèmes relatifs à la fécondation.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire, sur des préparations fraîches, traitées sur le porte objets par l'alcool sulfureux ou l'acide nitrique (p. 17), avec l'objectif 1/18 et l'oculaire 1 de Zeiss; *hormis les figures* **1**, **2**, **3***b* *et la figure* **100***b* *qui ont été dessinées, les premières avec* 1/18, *oc.* 4, *et la dernière avec* DD, *oc.* 3.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Œuf très jeune, commençant à s'allonger, et muni d'un noyau ordinaire : le parallélisme des circonvolutions nucléiniennes indique la direction de l'axe organique; *np*, nucléole plasmatique.

FIG. **2**. Œuf semblable, vu d'en haut.

FIG. **3**. *a* : Œuf plus âgé, dans lequel le boyau s'est scindé en huit tronçons éparpillés; le caryoplasma réticulé et le nucléole plasmatique *np* sont plus visibles.

FIG. **4** et **5**. Les huit bâtonnets se rassemblent vers l'un des pôles et s'y séparent en deux groupes latéraux par rapport à l'axe organique.

FIG. **6**. Œuf mûr avant la pénétration du spermatozoïde. On y distingue une vésicule germinative typique, dans laquelle les deux groupes nucléiniens latéraux, *ni*, sont nettement séparés, et formés chacun de quatre bâtonnets distincts; *np*, les deux nucléoles plasmatiques.

FIG. **7** (acide nitrique), **8** et **9**. Le spermatozoïde, *sp*, a pénétré dans l'œuf; la vésicule n'a pas encore subi de modification sensible. On remarquera sur ces figures les divers aspects des bâtonnets suivant leur ordonnance dans les groupes, et leur position par rapport à l'observateur.

FIG. **10**, **11** et **12**. La vésicule entre en activité, sa membrane se résout d'un côté d'abord, et les granules cytoplasmatiques (**10** et **12**) ou les vacuoles (*v*, **11**) y font irruption. Dans la fig. **11** les groupes nucléiniens sont vus en projection, le groupe inférieur y est marqué en gris. Les nucléoles plasmatiques se sont évanouis.

FIG. **13**. *b* : vésicule avant la résorption de la membrane; *a* : vésicule après la disparition totale de cette dernière; son contenu fait maintenant corps commun avec le cytoplasme, et a pris le même aspect. Préparation à l'acide nitrique.

FIG. **14** et **16**. L'emplacement de la vésicule se transforme en plage hyaline qui s'étend progressivement jusque dans les cordons (fig. **14**).

FIG. **15** et **19**. Formation du fuseau au centre de la plage hyaline. Vue à plat. Dans la fig. **15**, les plateaux *p* et la partie supérieure des demi-fuseaux se dessinent; la figure est

terminée par des vacuoles. Celles-ci font défaut dans la fig. **19**. En *b* de cette figure, les asters terminaux et le fuseau se marquent à l'un des sommets, tandis que la membrane de la vésicule semble s'être maintenue au pôle opposé, *x*; en *a* (acide nitrique), le fuseau dimidié et les asters sont achevés ; il n'y a pas de plateaux.

FIG. **20**. Comme en *a*, fig. **19**; seulement les pôles de la figure sont en contact avec de larges vacuoles, et les asters sont moins réguliers ; on voit que les rayons de ces derniers se forment aux dépens du réticulum cytoplasmatique.

FIG. **17** (acide nitrique), **18** et **22**. Formation du fuseau au centre de la plage hyaline. Vue de champ. Les deux moitiés du jeune fuseau, *f*, avec les deux groupes nucléiniens qu'elles portent, se projettent l'une sur l'autre et semblent ne former qu'un faisceau unique. En *x*, fig. **19**, la membrane nucléaire, apparemment, n'est pas encore entièrement résolue.

FIG. **21**. Formation oblique du fuseau, par rapport à la ligne de jonction des groupes nucléiniens.

FIG. **23, 24, 25, 26, 27**. Genèse des figures moins ouvertes.

Les fig. **23** et **24** représentent la dissolution totale de la membrane de la vésicule germinative et l'irruption des granules, vacuoles, plaques vitellines jusque près des groupes nucléiniens. On n'aperçoit que l'un de ces groupes, l'autre étant en dessous du premier.

La plage hyaline se forme dans la fig. **25**, et le fuseau se dessine un peu obliquement dans la fig. **26**, qui est vue à plat, et montre distinctement les deux groupes de quatre bâtonnets dirigeant une de leurs extrémités vers l'observateur.

Dans la fig. **27***a*, le fuseau *f* est achevé ; il est dimidié comme celui des fig. **19***a* et **20**, et chacune de ses moitiés porte également un groupe de quatre bâtonnets; ses plateaux sont surmontés de vacuoles.

Les fig. **24, 25** et **27***a* proviennent de préparations à l'acide nitrique.

PLANCHE II.

FIG. **27***b*. Image semblable à la précédente, mais vue de champ, les deux moitiés en projection : *f*, fuseau ; *l*, lame équatoriale formée par des rayons astériens qui descendent des plateaux et vont se perdre dans le protoplasme ; *s*, enchylème hyalin dans lequel la figure est plongée ; *r*, cordon de protoplasme, ou faisceau de rayons astériens.

FIG. **28** (acide nitrique). Les deux moitiés du fuseau sont séparées à la base par un cordon plasmatique. La lame *l* est à filaments ondulés ; *c*, cordons latéraux pouvant donner naissance à des asters latéraux.

FIG. **29** (alcool sulfureux, préparation prise à côté de la précédente). Les lames *l* sont également à filaments ondulés, ainsi que les autres cordons avoisinants la figure. Il est probable que ces figures ne sont pas encore entièrement achevées. Dans la fig. **29**, l'un des groupes nucléiniens s'est divisé en deux groupes binaires.

FIG. **30**. Les deux moitiés du fuseau se sont séparées à l'un des pôles par la rupture du plateau mais elles sont restées unies à l'autre pôle ; *r*, cordon formé par la réunion des rayons astériens des deux demi-plateaux.

FIG. **31**. Fuseau largement ouvert après sa formation : a^1, asters principaux; a^2, asters latéraux; z, quatre arcs filamenteux, réunissant les deux sortes d'asters. Les bâtonnets sont vus par leurs extrémités. En *b*, la nucléine a été enlevée des bâtonnets par le carbonate potassique, il ne reste que leur étui.

FIG. **32**. Un grand nombre de rayons des asters terminaux descendent des plateaux et se croisent à l'équateur en enveloppant le fuseau. Le protoplasme est pourvu d'asters de quatrième ordre, a^4.

FIG. **33**. Fuseau très ouvert, muni seulement des deux asters ordinaires, a^1, qui se répandent dans tout le cytoplasme; les plateaux sont très réduits ou nuls.

FIG. **34**. Les asters terminaux, a^1, et les asters latéraux, a^2, sont bien développés; ils se continuent dans le réticulum ordinaire.

FIG. **35**. Figure ouverte, munie d'asters de troisième ordre, a^3, qui terminent les lames *l*. En *b*, la nucléine a été enlevée des bâtonnets par le carbonate potassique.

FIG. **36**. Figure ouverte, à moitié vue de champ, pour montrer de face les asters latéraux a^2; la lame *l* n'existe que d'un côté.

FIG. **37**. Fuseau droit, vu de champ : on n'aperçoit qu'un groupe nucléinien; *l*, lame; *y*, arc de filaments reliant les deux plateaux.

FIG. **38**. Fuseau recourbé, vu à plat, mais par le dos ou par le côté convexe. On remarquera les trois sortes d'asters de cette figure. *y* et *l*, comme précédemment.

FIG. **39**. Les deux demi-fuseaux se sont séparés à l'extrémité supérieure, et l'un d'eux s'est ouvert en deux fuseaux secondaires portant chacun deux bâtonnets.

FIG. **40**. Fuseau ouvert aux extrémités, en deux ou en trois faisceaux, a^1; une portion des deux demi-fuseaux primitifs est restée unie dans le faisceau médian, (a^1, à droite de la figure).

FIG. **41**. Les deux moitiés du fuseau étaient séparées, mais contiguës. Leur portion inférieure (à droite de la figure) s'est transformée en cytoplasme ordinaire, et les deux groupes nucléiniens se sont rapprochés des demi-plateaux supérieurs, *p*.

FIG. **42**. Fuseaux rompus à une extrémité seulement. En *a*, l'un des demi-fuseaux est encore intact, l'autre fait retour au cytoplasme. Ce retour s'effectue simultanément pour les deux demi-fuseaux, en *b*; en même temps les groupes nucléiniens se rapprochent du plateau *p*, demeuré simple. En *c*, les bâtonnets de *b* après l'enlèvement de la nucléine par le carbonate potassique.

FIG. **43**. Les éléments de la figure s'effacent insensiblement; les asters latéraux, a^2, se maintiennent plus longtemps.

FIG. **44** et **45**. Les filaments du fuseau se disloquent, ils sont jetés pêle-mêle; les granules du cytoplasme s'y précipitent, et bientôt l'on ne distinguera plus que les plateaux *p*.

FIG. **46** et **48**. Transformation de la figure en cytoplasme finement granuleux, sans dislocation préalable. — (**48**, acide nitrique).

FIG. **47**. Étape subséquente; le réticulum plasmatique se marque au sein de la figure dont il ne reste plus que les plateaux *p*.

PLANCHE III.

FIG. **49** et **50**. Même stade que la fig. **47**; seulement quelques filaments du fuseau sont encore visibles dans la fig. **49**. Ces images proviennent de figures moins développées en largeur.

FIG. **51**, **52** et **53**. La reconstitution du cytoplasme est achevée. Toute trace des figures caryocinétiques a disparu; les groupes nucléiniens sont directement plongés dans le protoplasme granuleux et réticulé. Il n'y a pas de prothyalosome. — (**51**, acide nitrique).

FIG. **54**, **55**, **57** et **58**. Formation du nouveau fuseau de séparation. Le réticulum cytoplasmatique interposé aux groupes nucléiniens (fig. **51**, **52**, **53**), qui se sont plus ou moins rapprochés, se transforme en un faisceau filamenteux droit ou courbé. En même temps les bâtonnets de chaque groupe se placent sur une rangée : ils sont vus, à plat dans la fig. **54**, par leurs extrémités seulement dans la fig. **57**.

FIG. **56**. Formation du même fuseau dans une figure semblable à la fig. **50**. Les groupes nucléiniens, d'abord contigus, s'éloignent vers les pôles, ou plateaux p, de la figure cinétique primitive, et y occupent la place des couronnes polaires ordinaires.

FIG. **59**. Le corps ovulaire semble s'étrangler à l'équateur du nouveau fuseau, en repoussant ses filaments.

FIG. **60**, **61** (acide nitrique), **62**, **63**. Établissement de la plaque cellulaire au milieu du fuseau de séparation : m, membrane protoplasmatique de l'œuf (membrane de Mohl); m', ébauche de la nouvelle cloison qui va séparer le premier globule polaire, g^1, renfermant l'un des groupes primitifs de bâtonnets; le groupe inférieur est maintenu dans l'œuf. Dans la fig. **60**, on a fait abstraction du protoplasme pour mieux indiquer le fuseau.

FIG. **64**. Le globule polaire se sépare par le dédoublement de la nouvelle membrane m'. Toute trace du fuseau de séparation a disparu. La tache de Wagner restée dans l'œuf se sépare déjà en deux groupes binaires et latéraux : premier début de la seconde figure; ces nouveaux groupes sont encore plongés dans le cytoplasme ordinaire.

FIG. **63**, **65**, **66** et **67**. Formation de la nouvelle plage hyaline dans laquelle naîtra la seconde figure. Les granules s'atténuent et se fusionnent à l'entour des bâtonnets nucléiniens, n^2, sur une zone qui s'étend progressivement, et dont les contours sont diffus fig. **63**, ou nettement tranchés fig. **65**, **66**, **67**.

FIG. **68** (acide nitrique), **69**, **70** et **71**. La seconde figure se dessine dans la plage précédente dont les contours se perdent insensiblement : fuseau, plateau, asters apparaissent en même temps. Le fuseau naît dimidié, comme dans la première figure; chacune de ses moitiés porte deux bâtonnets, au lieu de quatre. Dans la fig. **70**, le protoplasme est resté beaucoup plus granuleux jusqu'à la formation de la figure. On remarquera sur les fig. **69** et **71**, que la séparation du globule polaire, g^1, n'est pas encore achevée. Ce globule est vu en projection sur l'œuf dans la fig. **70**. Il renferme partout quatre bâtonnets.

FIG. **72**. Elle représente un œuf vivant dans l'alcool sur le porte objet. La figure, encore jeune, y est bien visible. On distingue aisément deux bâtonnets séparés dans chacun des deux groupes. g^1, globule polaire, blotti contre l'ancienne membrane de l'œuf.

FIG. **73**. La seconde figure cinétique est achevée. On y remarque deux demi-fuseaux, deux grands plateaux, deux asters primaires, a^1, très étendus. Certains rayons de ces derniers entourent, en descendant, tout le fuseau; quelques-uns d'entre eux, à droite, portent un aster de 3e ordre, a^3. Le globule polaire, g^1, est volumineux. Entre la membrane de l'œuf et le cytoplasme on aperçoit quelques granules vitellins (voir texte).

FIG. **75**. Analogue à la précédente, seulement les rayons astériens descendants n'entourent plus entièrement le fuseau; ils forment deux lames, *l*, à filaments enchevêtrés à l'équateur. Le globule polaire, g^1, est en voie de division : les deux groupes binaires de bâtonnets sont reliés par un faisceau de filaments; l'étranglement se marque au milieu du globule étiré. Préparation à l'acide nitrique.

FIG. **76**. Deux figures dont les moitiés se sont écartées. La fig. **76***b* n'a pas de plateau, et elle ne possède que les deux asters ordinaires. Sur la fig. **76***a*, on aperçoit deux petits asters latéraux, a^2.

FIG. **74** Image semblable à celle de la fig. **73**, mais en voie de dislocation; le plateau supérieur, a^1, est ouvert en deux, l'inférieur s'est brisé d'un côté seulement.

PLANCHE IV.

FIG. **77**. Même image. Le fuseau s'est divisé, d'un seul côté, en trois portions (voir fig. **93**).

FIG. **78**. Fuseau droit, vu de champ, à peu près; le plateau inférieur est ouvert en deux. Le globule polaire, g^1, est très volumineux.

FIG. **79**. Fuseau incurvé, vu un peu obliquement par sa face convexe; *l*, lame équatoriale; *y*, faisceau de filaments partant des deux plateaux, comme dans les fig. **27***b*, **37**, **38**. Cette figure est identique à la fig. **27***b*.

FIG. **80**. Les demi-fuseaux sont disjoints à une extrémité; un petit faisceau a été détaché du plateau inférieur et reporté au sommet de la figure.

FIG. **81**. La même séparation a eu lieu, mais les demi-fuseaux se sont repliés à l'équateur; l'un d'eux est déjà en voie de retour au cytoplasme.

FIG. **82**. La scission des demi-fuseaux s'est faite à l'équateur par la rupture des filaments.

FIG. **83**, **84**, **85**. Voir l'explication de la fig. **42**. Dans la fig. **85**, les deux groupes nucléiniens se sont fortement rapprochés du plateau qui est demeuré intact. Le retour au cytoplasme est très avancé dans les fig. **84** et **85**.

FIG. **86**. Une des moitiés seulement s'est déchirée à l'équateur.

FIG. **87**. Asters terminaux, a^1, très étendus, enveloppant le fuseau tout entier. Certains de leurs filaments sont réunis aux asters de quatrième ordre, a^4, qui sillonnent tout le cytoplasme.

FIG. **88**, **89** et **90**. (Acide nitrique). Mêmes figures. Elles sont munies en outre d'asters de troisième ordre, a^3, se reliant de diverses façons aux asters de quatrième ordre, a^4. Les plateaux et les asters principaux, a^1, sont inégalement développés dans ces figures.

FIG. **91**. Figure rupturée à une extrémité seulement. Elle est entourée de huit lames aboutissant à quatre asters de troisième ordre, a^3, croisés à angle droit.

FIG. **92**. Image analogue à la précédente, mais son fuseau s'est scindé en cinq faisceaux dont deux seulement portent les groupes nucléiniens. On y voit deux asters de troisième ordre, a^3, se rattachant à ceux de quatrième ordre, a^4; en outre, les filaments des asters principaux, a^1, sont reliés également, dans toutes les directions, à ces petits asters. On s'est efforcé de dessiner cette figure avec toute l'exactitude possible.

FIG. **93**. Les deux plateaux se sont ouverts en trois portions, a^1, dont les deux latérales ont divergé, la partie médiane restant en place et conservant la forme du fuseau primitif; il en résulte que les groupes nucléiniens sont à cheval sur quatre faisceaux divergents. La figure possède des asters de troisième et de quatrième ordre.

FIG. **94**. Figure analogue aux fig. **82** à **84**, destinée à montrer un stade plus avancé du passage de la figure à l'état de protoplasme ordinaire.

N. B. Nous n'avons pas fait graver de figure marquant la reconstitution complète du cytoplasme; ces figures sont en effet *identiques* aux fig. **51**, **52**, **53**, et surtout à la fig. **64**, ainsi que nous l'avons dit dans le texte.

FIG. **95**. Naissance du fuseau de séparation du second globule, au sein du cytoplasme reconstitué de la figure cinétique (voir fig. **54**, **55**, **60**, etc.).

FIG. **96**. Une plaque cellulaire s'est formée à l'équateur de ce fuseau, pour séparer du restant de l'œuf le second globule, g^2, qui emporte l'un des deux groupes binaires de bâtonnets. Le groupe binaire intérieur, n^3, s'est déjà entouré de caryoplasma et de membrane, et s'est ainsi transformé en noyau définitif de l'œuf. En *ns*, le noyau spermatique. Le fuseau de séparation a déjà disparu dans cette figure.

FIG. **98**. Même stade. — Acide nitrique.

FIG. **97** et **99***a*. Stade subséquent; le noyau, n^3, s'est développé; on y voit encore les deux bâtonnets primitifs. g^1, premier globule; g^2, second globule.

On a représenté en **99***b* le noyau de la fig. **99***a*, après l'action du carbonate potassique; les deux bâtonnets sont encore bien visibles, malgré qu'ils soient réduits à leur étui.

FIG. **100***a*. Vésicule germinative en voie de sténose. Les deux taches de Wagner, avec leurs quatre bâtonnets qui n'ont point subi de modifications, sont bien reconnaissables dans chacune des moitiés, et elles sont reliées par un faisceau de filaments formé dans le caryoplasma.

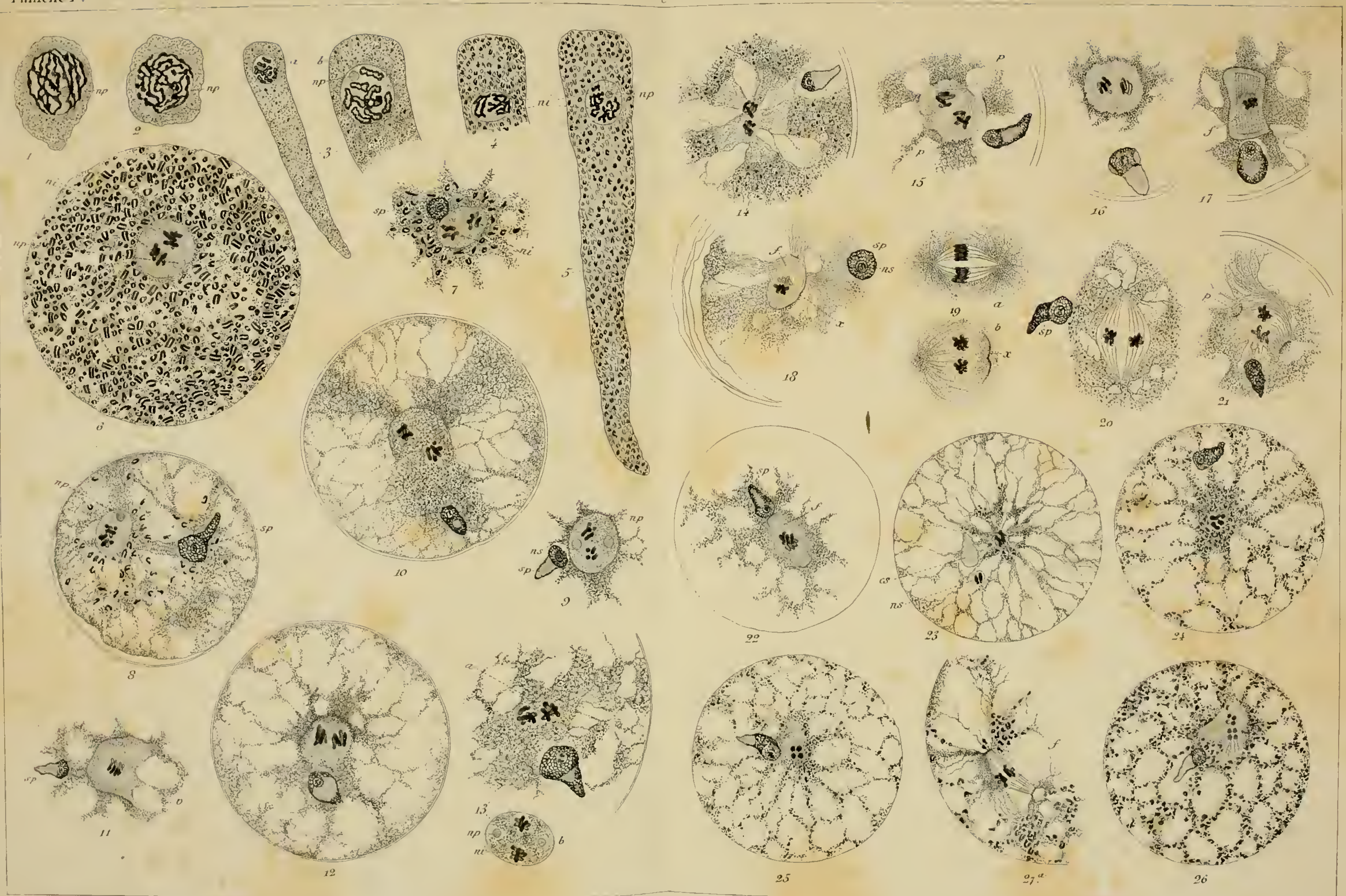
FIG. **100***b*. Œuf en voie de sténose à la suite de la division précédente; *ns*, noyau spermatique; *c* corps du spermatozoïde. Au sommet des deux moitiés, on aperçoit la figure cinétique dimidiée, et les deux groupes de deux bâtonnets.

N. B. Le graveur a marqué trop faiblement la figure de la moité de gauche, elle était un peu plus petite, mais aussi nette que l'autre.

TABLE DES MATIÈRES

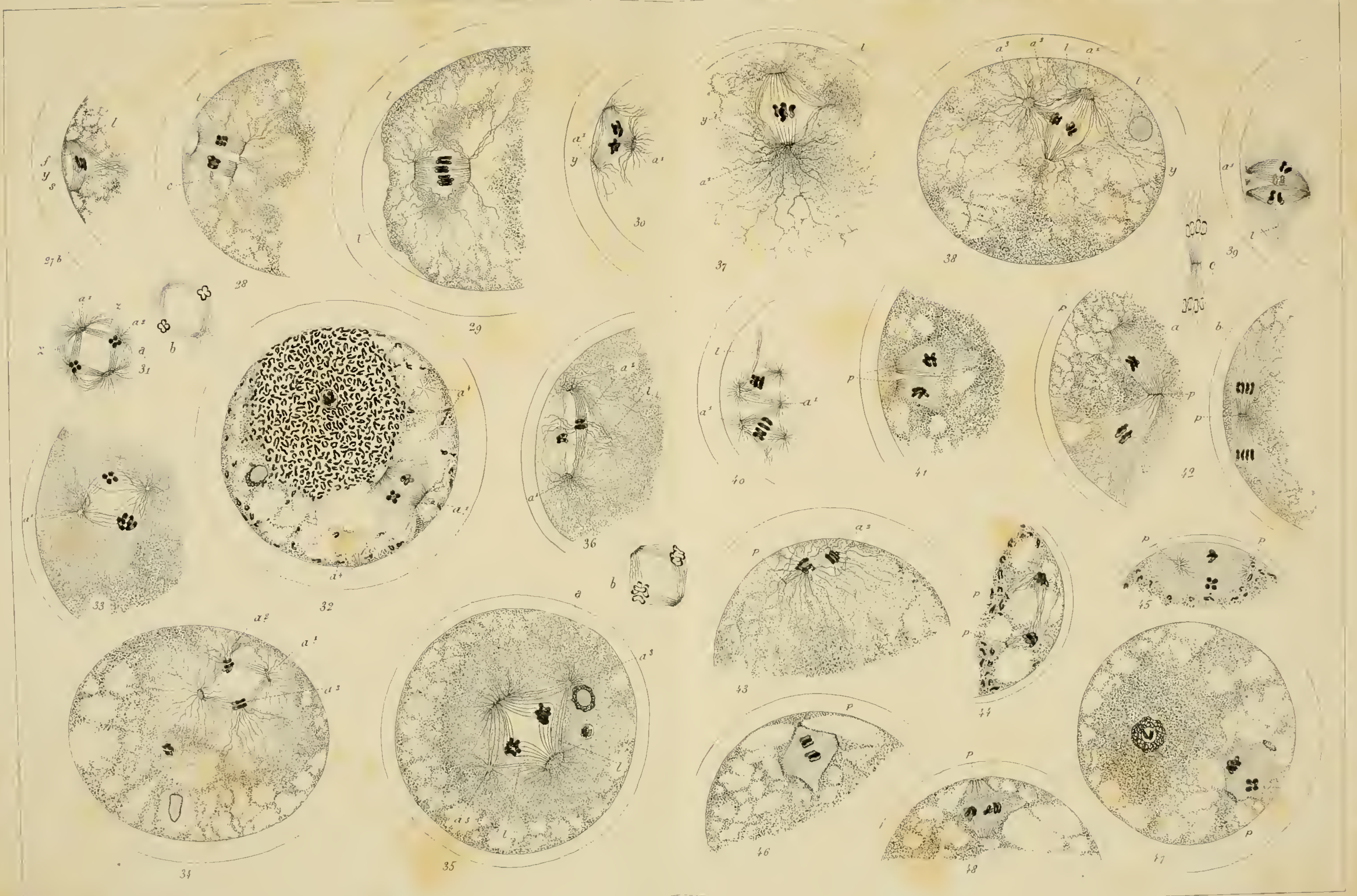
Planche I.

Ascaris megalocephala.



Ascaris megalocephala.

Planche II.



A. Meunier ad nat. del. — Lith. Dumont

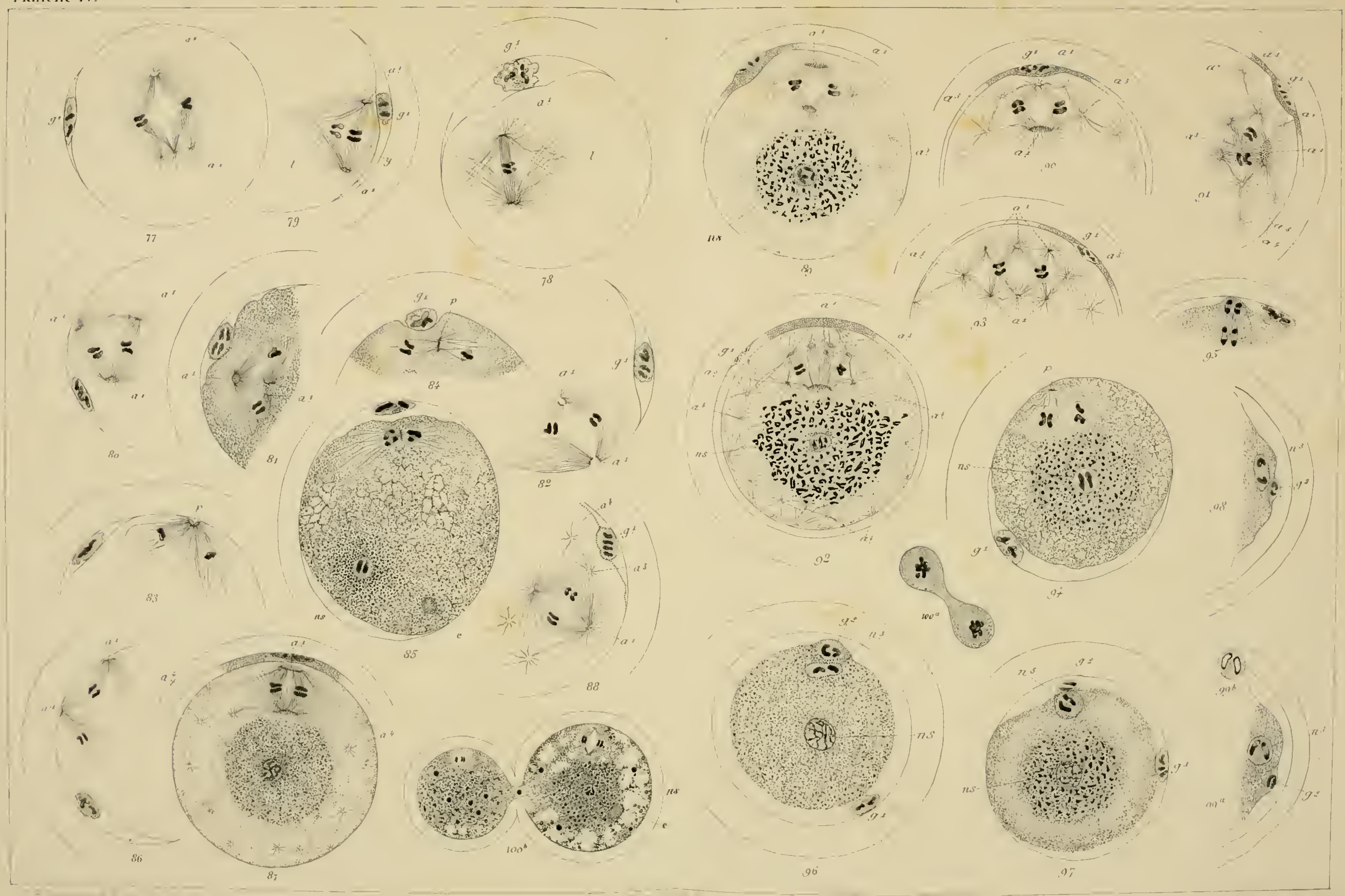
Planche III

Ascaris megalocephala.



Ascaris megalocephala.

Planche IV.



ÉTUDE COMPARÉE

DE LA

SPERMATOGÉNÈSE

CHEZ LES ARTHROPODES.

PAR

G. GILSON

PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE
DE LOUVAIN.

(*SUITE.*)

(Mémoire *déposé le* 1 *mai* 1886.)

INTRODUCTION

Édriophthalmes (*suite*) (1).

Les données que nous possédions sur la spermatogénèse des édriophthalmes à l'époque où nous livrâmes à l'impression la première partie de ce mémoire, étaient fort incomplètes. Nous l'avons fait remarquer nous-même, tout en émettant le vœu de voir nos recherches reprises et complétées. Si nous nous sommes décidés alors à les publier sans plus tarder, c'est qu'un intérêt tout particulier s'attachait aux faits étranges et nouveaux que ce prélude à des observations plus suivies nous avait dès lors révélés. Le même motif nous a poussé à continuer dans cette voie des recherches qui nous permettent aujourd'hui de donner à cette étude rudimentaire un premier complément.

---

(1) Lors de notre première publication nous n'avions point connaissance de la dissertation de DE LA VALETTE-St-GEORGE sur les isopodes (*a*). Le savant profeseur de Bonn a bien voulu nous en faire l'envoi.

Nous y trouvons un certain nombre de figures ayant trait aux cellules épithéliales du canal déférent (vésicule séminale), ainsi qu'au développement des spermatozoïdes. Le texte en rapport avec ces figures n'est pas très détaillé. Il nous apprend qu'on trouve dans le testicule des spermatogomes ou cellules-mères, des amas de spermatocytes ou spermatogemmes et des faisceaux de spermatozoïdes plus ou moins développés. La formation de ces derniers y est succinctement décrite : la transformation de la cellule spermatique en spermatozoïde se fait de telle manière que « la partie supérieure » de ce dernier dérive du noyau et le filament du protoplasme. A cette partie supérieure apparaît un corps arrondi relié par un fil flexible à l'extrémité rigide du filament spermatique. Ce fil s'allonge et par suite le corps arrondi s'éloigne du spermatozoïde même ; ce corps finit par disparaître. Alors le spermatozoïde a la forme d'un fouet ; mais plus tard le filament flexible disparaît aussi.

Cette description est un peu vague, elle ne nous apprend ni la valeur cytologique, ni les processus intimes de la genèse et du développement des formations diverses représentées dans la planche II de ce travail.

De plus, puisque nous avons constaté que la segmentation binaire seule se produit parmi les métrocytes des édriophthalmes, nous pensons que les amas accidentels de cellules spermatiques que l'on peut rencontrer ne peuvent recevoir la dénomination de spermatogemmes prises dans le sens que DE LA VALETTE attribue à ce mot dans ses publications précédentes.

Le « corpus rotundum » relié à l'extrémité supérieure du spermatozoïde ne peut être que le noyau spermatique en voie d'étirement, entouré d'un peu de protoplasme. Le fil qui le suspend, c'est le flagellum nucléinien qui sort de ce noyau ; c'est la tête du spermatozoïde. Il ne disparaît nullement.

Ajoutons enfin qu'il n'est fait mention dans cette description ni du plasmodium pariétal, ni de ses étranges noyaux allongés.

(*a*) Sacram Memoriam serenissimi, etc., Bonnæ, die III mensis augusti anni 1883.

Méthode.

Nous avions dans nos précédentes recherches employé presque exclusivement la méthode de la dissociation dans le vert de méthyle suivie de la fixation par l'acide osmique gazeux. Ce procédé propice à la conservation du protoplasme et du noyau est peu favorable à l'étude des rapports des éléments, dont la connaissance est souvent indispensable dans les recherches génétiques. L'examen de testicules entiers et débités en coupes nous avait toujours paru plus nécessaire ici que dans tous les autres groupes d'arthropodes. Mais les méthodes habituelles adaptées à ce mode de préparation, nous paraissaient défectueuses, soit parce qu'elles altéraient les noyaux, soit parce qu'elles étaient nuisibles à la conservation du protoplasme, ou au maintien des rapports naturels des cellules, soit enfin parce qu'elles diminuaient le pouvoir électif des matières colorantes.

De plus, la fragilité des objets et les difficultés que nous éprouvions, nous faisaient désirer pour l'ensemble de nos recherches des méthodes plus délicates.

Nous avons donc entrepris sur différents corps une série d'essais qui nous ont conduit à l'emploi de l'anhydride sulfureux.

Ce réactif est encore à l'étude dans notre laboratoire; mais dès maintenant nous pensons qu'il est parfaitement adapté à l'étude du noyau.

Nous l'appliquons tantôt à l'état gazeux, tantôt en solution.

Dans le premier cas nous retournons le slide portant la préparation fraiche additionnée de vert de méthyle sur le goulot d'un flacon renfermant une solution alcoolique d'anhydride sulfureux.

L'action est prolongée jusqu'à décoloration complète du vert de méthyle.

Appliqué de cette manière, ce gaz a pour effet :

1° De tuer instantanément les cellules, à part certaines cellules à membrane épaisse et réfractaire tels que les œufs des vers (ascarides, cestodes) qui résistent un peu plus longtemps;

2° De n'altérer nullement l'action subséquente du vert de méthyle;

3° De conserver les corps nucléiniens dans l'intégrité de leur forme;

4° Enfin de faire apparaitre ces corps avec une évidence toute particulière.

Ces avantages en rendent l'usage bien préférable à celui de l'acide osmique pour l'étude intime du noyau. Son action est du reste toute différente. L'acide osmique est avant tout un fixateur; il n'est pas sans provoquer

l'absorption des matières colorantes par le protoplasme; de plus il opacifie toujours plus ou moins ce dernier même quand la durée de son action n'a pas été exagérée.

Il en résulte que les corps nucléiniens se trouvent souvent à demi masqués, surtout dans les noyaux riches en caryoplasme. L'anhydride sulfureux; au contraire, éclaircit le protoplasme et dégage les corps nucléiniens. Il ne paraît fixer que ces derniers.

En somme son action ne diffère pas essentiellement de celle des acides dilués en général. En effet, on sait que la nucléine est insoluble dans ces derniers. D'autre part, beaucoup d'entre eux et surtout l'acide sulfurique éclaircissent certains protoplasmes en les gonflant plus ou moins. L'application directe de ce dernier acide très dilué, donne des résultats analogues à ceux de l'anhydride sulfureux, mais elle a l'inconvénient de produire souvent des vacuoles et de désorganiser rapidement la cellule. L'anhydride sulfureux paraît devoir la délicatesse de son action à son état physique de gaz très diffusible qui lui permet de pénétrer dans la cellule sans en produire la plasmolyse. Ce qui le prouve, c'est que sa solution aqueuse, même fraîchement préparée et ne renfermant encore que des traces d'acide sulfurique a les mêmes inconvénients que l'eau acidulée de ce dernier.

D'autres acides volatils nous ont donné de moins bons résultats : les acides chlorhydrique et nitrique sont nuisibles à l'action du vert de méthyle. L'acide acétique glacial en vapeur produit trop rapidement un gonflement considérable du protoplasme. Présentement l'anhydride sulfureux reste donc à nos yeux le plus utile des agents auxquels on puisse recourir dans l'étude des corps nucléiniens.

L'évidence particulière qu'il donne à ces corps, tout en les fixant dans leur forme, résulte sans doute de la légère tuméfaction qu'il fait subir au protoplasme. Cette action, liée à son principal avantage constitue un inconvénient au point de vue de la conservation des préparations. Elle entraîne la nécessité de l'étude immédiate des objets frais. Mais il est à noter que cette étude est d'absolue nécessité en cytologie; et il se démontre de plus en plus que certaines erreurs qui ont eu cours dans la science n'ont du leur vogue qu'à l'inobservance presque générale de cette règle élémentaire. A l'institut cytologique de Louvain l'examen des objets frais, simplement colorés par le vert de méthyle ou faiblement fixés, est le contrôle obligé des résultats obtenus par toutes les autres méthodes.

Voici pourquoi :

1º cette méthode appliquée sous le microscope aux cellules vivantes observées dans *leur* milieu naturel, ne produit aucune altération qui puisse devenir une source d'erreur;

2º elle a sur le simple examen des cellules vivantes le grand avantage de fournir les premières indications précises sur la nature chimique et sur l'état physique des principaux éléments de la cellule :

a) l'élément nucléinien, déjà visible et observable, sur le vivant, devient plus distinct tout en gardant sa forme;

b) de plus, grâce à la coloration qu'il prend, il se différencie nettement des autres corps, privés de nucléine, que peut renfermer le noyau.

c) le réticulum plasmatique, visible aussi sur le vivant, devient plus apparent;

d) Enfin, certaines vacuoles qui dans le plasma naturel, ou dans les divers sérums en usage (1), ne se différencient pas bien des enclaves solides cessent de cacher leur véritable nature (point très important dans l'étude de la spermatogénèse).

Néanmoins nous avons cherché en modifiant notre méthode à profiter des avantage de l'anhydride sulfureux tout en conservant les préparations. Une des modifications qui nous ont rendu le plus de services consiste à unir l'action de la vapeur d'alcool à celle de l'anhydride sulfureux. A cet effet nous renversons le slide portant la préparation fraîche, additionnée de vert de méthyle sur le goulot d'un ballon dans lequel une solution d'anhydride sulfureux dans l'alcool absolu est soumise à une ébullition ménagée. Un ballon dont le col est munie d'une tubulure latérale est très commode pour cette opération; la vapeur peut se dégager par cette tubulure pendant que le slide ferme l'ouverture du goulot principal; elle peut ainsi être conduite à l'extérieur du laboratoire, et l'opérateur s'en évite le contact irritant.

Il n'est point difficile d'imaginer des expédients adaptés au traitement des objets *in globo*; souvent nous disposons un petit cover comme un

(1) Sans nier d'une manière absolue l'utilité de ces solutions, nous nous permettrons de déclarer qu'elle est à nos yeux assez restreinte. Avant tout parcequ'elles méritent très rarement le nom de « liquide indifférent » dont on les décore. Il n'y a pour nous de liquide vraiment indifférent que le plasma qui baigne les cellules dans l'individu même d'où on les extrait. Ensuite parceque la possession de notre méthode de contrôle rend très souvent l'observation sur le vivant inutile à celui qui possède la pratique d'un genre donné de cellules. Dans le cas d'une observation exceptionnellement délicate, ce n'est pas à ces sérums qu'il faut recourir, c'est au plasma naturel, du même individu, tenant en solution du vert de méthyle, du brun Bismark ou d'autres matières colorantes en proportion minime.

plateau de balance, en y fixant trois fils avec du collodion. Nous le suspendons au moyen d'une épingle à la face inférieure d'un bouchon destiné à fermer le goulot principal, par lequel nous introduisons ce système dans le ballon après avoir disposé l'objet sur le cover. Nous le maintenons dans les vapeurs pendant quelques minutes. Enfin pour les objets entiers nous appliquons encore la solution alcoolique elle même. Ce liquide se prépare en faisant passer un courant de gaz SO_2 bien sec à travers l'alcool absolu refroidi. Maintenue dans un vase contenant de l'eau en un lieu frais et à l'abri de la lumière cette solution se conserve assez longtemps.

Nous l'employons comme suit : l'organe est disséqué et extirpé soit à sec, soit dans un bain de vert de méthyle, liquide qui ne produit pas d'altérations, si son action n'est pas trop prolongée. Il est ensuite débarrassé autant que possible au moyen de papier buvard, de tous les liquides qui peuvent le baigner puis plongés brusquement dans la solution sulfureuse. Il y est maintenu un temps qui varie de deux à dix minutes, suivant sa sa dimension. S'il est trop volumineux, on y fait des incisions après quelques minutes d'immersion, et on le replonge ensuite dans le réactif.

La fixation étant jugée complète, l'objet est retiré du liquide alcoolique, placé dans un alcool faible (en dessous de 60°) pendant un temps très court, puis dans la solution acide de vert de méthyle. Celui-ci se décolore sous l'action de l'anhydride sulfureux; aussi ne juge-t-on le lavage complet qu'au moment où la pièce commence à se colorer.

Si l'objet est destiné à être conservé dans son intégrité, il est alors monté dans une des solutions glycérinées en usage dans notre laboratoire et qui contiennent un mélange à parties égales d'eau et de glycérine additionné de quelques gouttes d'acide acétique ou formique et d'une faible proportion d'un agent styptique tel que le benzoate de soude, l'alcool, le phénol, le thymol, le tannin (en faible proportion) ou l'hydrate de chloral. Il est à remarquer que ces diverses solutions ne s'emploient pas indifféremment; leur choix doit être adapté aux divers objets et guidé par l'expérience.

Voici la formule de celle dont nous avons le plus fréquemment fait usage.

Glycérine . . .	50 grs.
Eau	50 grs.
Acide acétique fort . .	10 grs.
Benzoate de soude . .	20 ctgr.

Si l'on désire un liquide possédant un indice de réfraction plus élevé, on augmente la proportion de glycérine.

Fixés par l'alcool sulfureux seul, les objets ordinaires ne résistent pas très bien à l'action défavorable de l'enrobage à la paraffine. Mais nous avons retiré grand avantage de l'application de ce réactif précédant l'action durcissante des solutions mercuriques. Les objets que nous destinons au microtome y sont toujours baignés de deux à dix minutes, puis maintenus pendant vingt minutes dans la solution mercurique dont la formule est indiquée dans notre première communication (1).

En général, nous montons nos coupes dans la solution glycérinée ou dans celle de Ripart et Petit. Le baume de Canada et les autres résines sont de détestables médiums pour la plupart des recherches cytologiques.

Le fixatif de Schällibaum au collodion et à l'essence de girofle dont l'usage est si répandu aujourd'hui, nous paraît le plus pratique de tous. Il permet de revenir aux solutions aqueuses après la coupe à la paraffine, pourvu qu'on ait soin de passer par une série de dissolvants intermédiaires entre la térébenthine et l'eau. Il est nécessaire aussi de n'appliquer qu'une très faible couche de fixatif et de l'enlever autant que possible avec le doigt ou avec du papier pendant que la paraffine des tranches est en fusion sur le porte-objets chauffé, et avant de laver celui-ci à la térébenthine ou au chloroforme. Malgré ces précautions, il reste encore dans la préparation quelques grumeaux de collodion, mais leur présence est rarement un inconvénient sérieux et ne déplaira qu'aux fabricants de préparations à l'usage des amateurs.

Il est parfois utile de rafraîchir les coupes en les exposant aux vapeurs d'acide acétique glacial pendant quelques minutes avant de les colorer.

Une dernière observation que nous avons faite au cours de nos recherches : dans l'étude des *petits objets*, auxquels notre méthode s'adapte bien, il est utile d'opérer rapidement, et d'enrober et couper aussitôt après la fixation. Un séjour dans l'alcool ordinaire ou dans tout autre liquide est défavorable à leur conservation.

Dans certains cas particuliers nous avons encore utilisé d'autres procédés techniques; nous aurons l'occasion de les indiquer plus tard.

Diverses espèces d'édriophthalmes, indigènes et exotiques, ont fait l'objet de ces nouvelles recherches. Nous ferons séparément l'étude de quelques-unes d'entre elles.

---

(1) Voir p. 57.

ISOPODES.

Asellus aquaticus.

Première étape.

La plus grande difficulté des recherches génétiques est de reconnaître le point de départ, l'origine première des formations qu'on a sous les yeux. Nous l'avons éprouvé constamment en étudiant l'évolution des métrocytes, principalement chez les crustacés. Bien souvent, dans ce groupe d'arthropodes, nous avons dû nous borner à l'étude du groupe de cellules qui engendre la masse de spermatozoïdes de la saison prochaine, sans pouvoir remonter plus haut dans l'histoire des éléments testiculaires.

C'est le cas chez l'*Asellus*. Nous croyons trouver les éléments générateurs des spermatozoïdes de cet isopode dans les grandes cellules qui tapissent la partie supérieure des trois cæcums de la FIG. 359.

Une de ces cellules est représentée, FIG. 360, sous un plus fort grossissement (1/12 4). Elle possède un protoplasme très granuleux, parsemé d'enclaves albuminoïdes.

Le noyau présente une structure que l'on retrouve souvent chez les crustacés : il contient généralement un gros nucléole qui, tantôt se colore bien par le vert de méthyle, tantôt n'en reçoit qu'une teinte très faible. Il est souvent vésiculeux et vide, et présente parfois des cordons internes. Bien que nous ne l'ayons point soumis à la digestion, ni à l'action des dissolvants de la nucléine, ce corps nous paraît être un nucléole mixte, plus ou moins riche en nucléine.

L'élément nucléinien, que le vert de méthyle colore fortement, apparaît sous forme de nombreux corpuscules irréguliers. Ces granules sont-ils parfaitement isolés, et représentent-ils ainsi autant de nucléoles nucléiniens de minime dimension; ou bien sont-ils unis par des restes plastiniens du filament dont la fragmentation, selon toute apparence, leur a donné naissance? Le grand nombre de ces corpuscules et la présence du caryoplasma nous a empêché de décider cette question. Nous y reviendrons plus tard. Ces cellules sont disposées dans les cæcums en une seule couche épithéliale.

Dans le testicule de la FIG. 371, cette couche est interrompue, vers la partie moyenne des cæcums, par une plage de cellules plus petites et d'aspect différent. La plupart d'entre elles présentent l'élément nucléinien à l'état filamenteux; quelques-unes sont en cinèse. D'autres, au contraire, possèdent un noyau semblable à celui des grandes cellules.

Il est de toute évidence pour nous que ces petites cellules dérivent de grandes cellules, semblables à leurs voisines, qui primitivement occupaient la plage de prolifération enclavée dans l'épithélium. Cette prolifération des grandes cellules est à ses débuts dans le cæcum inférieur; elle est poussée plus loin dans le supérieur, et surtout dans le moyen.

Nous avons recueilli quelques indications sur le mode de la première division des cellules pariétales. Cette division paraît se faire le plus souvent par voie directe, ou par sténose (1); divers motifs nous l'indiquent.

C'est d'abord la présence de noyaux étranglés, marquant les différents stades de ce mode de division nucléaire, depuis le simple sillon superficiel jusqu'à l'étranglement qui entame profondément le noyau, et qui amène la séparation complète des deux moitiés en noyaux libres.

D'autre part, l'étude de la constitution intime de ces noyaux et des modifications qu'ils subissent, nous conduit à la même conclusion. L'état ordinaire de fragmentation, apparente ou réelle, de l'élément nucléinien constitue le trait caractéristique de leur structure. Or, cette particularité persiste dans les noyaux en étranglement, et elle se retrouve encore dans les noyaux plus petits des cellules binucléées.

L'élément nucléinien paraît donc ne subir aucune modification pendant la division nucléaire; la sténose seule peut expliquer une semblable diérèse, car la cinèse comprend un remaniement complet du noyau.

Toutefois nous nous garderons de poser en fait que la première division, subie par les cellules pariétales, soit sans exception une sténose. Nous avons vu en effet des noyaux, égalant en dimension celui des cellules pariétales primitives, présenter les modifications de l'élément nucléinien qui constituent le prélude de la caryocinèse.

Ces modifications consistent dans la reconstitution du filament nucléinien, phénomène qui peut être suivi le plus facilement dans les cellules de taille moyenne. Parmi ces dernières, on en trouve dont le noyau, au lieu de ne renfermer que des fragments nucléiniens irréguliers, comme celui de la FIG. **360**, contient déjà des tronçons de filaments plus ou moins allongés. Les FIG. **362** à **367**, **369** et **374** (2) permettent de suivre plus ou moins la formation des tronçons nucléiniens, qui deviennnent de plus en plus longs,

(1) Au sujet de ce terme, voir J. B. CARNOY : *La Cytodiérèse chez les Arthropodes*; Revue *La Cellule*. Vol. 1, p. 409.

(2) Malheureusement ces figures ont été mal reproduites par le graveur.

et finissent par reconstituer le filament pelotonné; celui-ci est visible dans certains noyaux de la FIG. 369. Le mécanisme de cette modification de l'élément nucléinien est d'une étude fort difficile. Nous aurons l'occasion d'y revenir plus longuement en parlant de l'*Astacus fluviatilis*.

Cette sorte de rajeunissement de l'élément nucléinien s'observe le plus souvent, comme nous l'avons dit, dans des cellules de dimensions moyennes, nées probablement par sténose des cellules pariétales primitives. Mais de temps en temps on le constate aussi dans des cellules aussi grandes que les cellules primitives, et qui sont interposées à ces dernières. C'est ce qui s'observe à la base des trois cæcums de la FIG. 359, où certaines cellules contiennent déjà un filament pelotonné. Il est probable que la plage de prolifération qui s'y voit s'étendra jusqu'au niveau de ces cellules.

Quel qu'ait été le mode de la première division, la cinèse ne tarde pas à envahir toutes les cellules occupant la plage de prolifération; et bientôt, grâce a leur segmentation binaire successive, il se développe dans le cæcum un volumineux cumulus de petites cellules.

Ce cumulus constitue un véritable *méristème*. On sait que pour les botanistes ce terme désigne un massif de cellules jeunes, toutes semblables, destiné à donner naissance, par une différentiation subséquente, à un tissu ou à un organe. C'est le cas des petites cellules dont nous parlons : ce sont des cellules jeunes, des cellules formatives destinées à engendrer, après une série de générations, des éléments profondément différentiés, les spermatozoïdes. Le cumulus est donc un méristème spermatique. Cette dénomination conviendrait à la masse des métrocytes en évolution chez tous les animaux; mais ici la comparaison avec les processus histogénétiques des végétaux peut être poussée plus loin encore : on peut dire que le cumulus chez l'*Asellus* est un méristème secondaire. Ce terme indique chez les végétaux un méristème engendré aux dépens d'un tissu déjà différentié, une formation nouvelle apparaissant au sein d'un tissu adulte. Dans le testicule de l'*Asellus*, le tissu adulte, différentié autant qu'il peut l'être, c'est l'épithélium des grandes cellules pariétales; la formation nouvelle, le méristème secondaire, c'est le cumulus qui prend naissance dans les cellules du parenchyme, limitées à la plage de prolifération (1).

L'activité proliférative n'envahit pas en effet toutes les grandes cellules; elle se borne a une plage restreinte de l'épithélium primitif. Cette plage

(1) Voir à ce sujet, J. B. CARNOY : *Manuel de Microscopie*, p. 137 et suivantes.

entoure rarement tout le cæcum en forme d'anneau; d'ordinaire elle demeure unilatérale, ainsi qu'on le voit dans la FIG. 368. Cette figure représente, sous un grossissement plus fort, un cæcum vu de face, et très légèrement écrasé par le cover, comme le sont d'ailleurs les deux testicules des FIG. 357 et 359.

La segmentation binaire des cellules pariétales, au début, est souvent une sténose, avons-nous dit. Mais c'est surtout après l'apparition de la première cinèse que la prolifération devient active, et que le méristème se développe. Ne semble-t-il pas que les cellules pariétales subissent l'action d'une cause qui les détermine à se diviser à un moment donné, et que l'état fragmenté de l'élément nucléinien ne leur permette pas d'entrer en cinèse? La sténose se produit seule aussi longtemps que le filament nucléinien n'est pas reconstitué; mais alors la cinèse apparait.

Ce mode de segmentation binaire se poursuit dans le cumulus pendant de nombreuses générations cellulaires.

Tout en se divisant, les cellules méristématiques subissent un certain accroissement; le volume individuel de chacune d'elles diminue, au fur et à mesure de la multiplication, mais le volume global de l'amas qu'elles forment augmente insensiblement. Bientôt le cumulus déborde la plage qu'il occupait au début, et finit par obstruer entièrement la lumière du tube. Mais c'est surtout vers le haut du cæcum qu'il s'avance; c'est ce qu'indique la FIG. 376, représentant une coupe longitudinale d'un cæcum. La lumière du tube est remplie par les petites cellules du cumulus qui a pris naissance inférieurement, car la coupe est faite au dessus de la plage de prolifération. Le même fait peut se constater sur des testicules montés en entier. La coupe transversale de la FIG. 377 fournit les mêmes indications.

La caryocinèse s'observe souvent dans ces cellules pendant leur mouvement ascensionnel. Mais à un moment donné le travail diérétique y prend subitement un regain d'activité; on rencontre en effet des cæcums dont toute la moité supérieure ne renferme pas une seule cellule qui ne soit en division. Tel était le cæcum dont une coupe transversale est représentée dans la FIG. 378. Six autres coupes d'environ 10 microns, faites successivement sous la première, se présentaient dans le même état.

Cette recrudescence subite dans la multiplication des métrocytes est le signe avant-coureur de la fin de la première étape; elle précède de peu l'apparition des plus petites cellules que l'on puisse rencontrer dans les

cæcums : les cellules spermatiques, auxquelles une dernière segmentation binaire donne naissance.

Il est très fréquent de rencontrer des cæcums dont le cumulus méristématique est divisé en deux portions distinctes par les caractères particuliers de leurs cellules. L'une, supérieure, ne comprend que les cellules à filament nucléinien bien constitué : c'est dans son sein qu'on observe la caryocinèse; l'autre, inférieure et moins étendue, est composée de cellules à nucléine fragmentée, et parfois un peu plus volumineuses que les premières. Les dernières cellules de la FIG. 384 appartiennent à cette dernière portion, qui est visible presque en entier dans la FIG. 368; des cellules à filament leur sont encore interposées.

D'où proviennent ces cellules inférieures? Sont-elles nées par simple sténose des grandes cellules? L'aspect de leur noyau pourrait le faire croire, mais d'un autre côté, nous y avons vu peu de noyaux étranglés. Nous sommes plus porté à admettre que ce sont des cellules dérivant du méristème et qui sont retournées à l'état de métrocytes quiescentes, des cellules qui chôment et qui constituent une réserve destinée à former de nouvelles cellules méristématiques, après l'épuisement du massif supérieur. Ajoutons que ce dernier parait n'être jamais épuisé par la première fournée de spermatozoïdes; souvent sa moitié inférieure se maintient au-dessous des faisceaux en formation dans la moitié supérieure; il en était ainsi dans les testicules dont la coupe longitudinale fait l'objet des FIG. 382 et 383.

Le méristème spermatique se divise donc souvent en trois parties superposées :

1° Une portion supérieure, qui est saisie la première du redoublement d'activité proliférative dont nous avons parlé; c'est elle qui produira la première fournée de spermatozoïdes. La FIG. 370 reproduit l'aspect ordinaire du noyau de ses cellules.

2° Une portion moyenne, formée de cellules dont le noyau renferme un filament nucléinien; elle fournira la seconde fournée.

3° Enfin une portion inférieure, composée de cellules à élément nucléinien fragmenté, qui demeure stationnaire pendant un certain temps, mais qui donnera sans doute naissance aux cellules spermatiques d'une ou de plusieurs générations.

Par le fait même de la production des spermatozoïdes, cette portion se trouve épuisée à son tour. Aussi, après le départ des derniers éléments, ne retrouve-t-on plus dans les cæcums que les restes des cellules pariétales,

ainsi qu'on le voit dans la FIG. 357. Nous disons les restes, car ces cellules se trouvent à ce moment dans un état de profonde désorganisation. Ce ne sont plus que des amas informes de protoplasme sans contours définis, souvent confondus les uns avec les autres; on dirait des portions fraîchement séparées d'un plasmodium. Nous verrons plus loin la cause de cette désorganisation. Pour le moment il nous suffit de constater les deux faits suivants : 1° Les cellules pariétales qui n'ont pas pris part à la formation du méristème spermatique ne sont pas expulsées avec les spermatozoïdes; 2° A un moment donné, il ne reste plus trace du cumulus méristématique dans les cæcums.

Voici en résumé la marche que nous semblent suivre les phénomènes de la première étape chez l'*Asellus*.

1° Un certain nombre de cellules de l'épithélium testiculaire subissent la segmentation binaire. La première segmentation est, soit une cinèse, soit le plus souvent une sténose; mais, dans ce dernier cas, la cinèse ne tarde pas à survenir. La prolifération ne s'étend pas à toutes les cellules de l'épithélium; elle est limitée à une aire assez restreinte, la plage de prolifération.

2° La segmentation binaire cinétique se poursuit dans les cellules-filles et donne rapidement naissance à un volumineux cumulus méristématique. La réorganisation du filament nucléinien, prélude de la cinèse, constitue donc le phénomène initial d'une période de prolifération active des métrocytes.

3° La segmentation binaire des métrocytes du cumulus aboutit en fin de compte à la formation des cellules spermatiques. Toutefois ces métrocytes n'engendreront pas en même temps des cellules ayant cette valeur. Le massif supérieur du méristème, est saisi le premier d'un redoublement d'activité proliférative qui amène rapidement ses éléments à l'état de cellules spermatiques. Ce n'est qu'après l'évacuation de celles-ci, à l'état de spermatozoïdes, que le même regain d'activité se manifeste dans le massif moyen, et plus tard enfin dans le massif inférieur.

4° Par la production successive de ces divers amas de spermatozoïdes, le cumulus s'épuise et, après la dernière émission, il ne demeure plus dans le cæcum que les restes des grandes cellules pariétales qui n'ont pas pris part à sa formation. Le cæcum présente alors la constitution reproduite par la FIG. 357.

Telles sont les conclusions auxquelles nous conduisent les faits observés jusqu'à ce jour.

Remarque.

Il existe le long du canal déférent de l'*Asellus* des cellules particulières que nous appellerons cellules marginales. Elles possèdent une structure très analogue à celle des cellules pariétales qui tapissent l'intérieur de cette région aussi bien que les cæcums. La fig. 375 en donne un exemple. Elles constituent ordinairement une série linéaire sur les flancs du canal.

Ces cellules se multiplient par sténose; il n'est pas rare d'y observer l'étranglement caractéristique du noyau, ainsi que celui du protoplasme qui succède à la bipartition nucléaire. Néanmoins cette multiplication est lente, comme l'indique le nombre toujours restreint de ces cellules. Nous ignorons complétement la signification de ces éléments.

Deuxième étape.

Les cellules spermatiques de l'*Asellus* ne présentent aucune particularité digne de remarque. Ce sont de très petites cellules, semblables à celles du *Porcellio dilatatus* fig. 407, mais de forme plus irrégulière. Leur noyau possède cependant un aspect particulier, dû principalement à ce que son centre est presque toujours vide, l'élément nucléinien étant relégué contre la membrane.

L'origine de ces cellules nous est connue : nous l'avons rapportée à une dernière segmentation binaire des métrocytes constituant le méristème. Mais nous avons laissé jusqu'ici, sans la signaler, une particularité qui s'observe à la fin de la première étape : c'est la tendance des métrocytes à ne plus se diviser complétement. Si l'on dissocie méthodiquement le contenu des cæcums à ce moment, on obtient souvent des chaînes de quatre à six cellules, semblables à celles de la fig. 373. J. B. Carnoy a décrit de ces chaînes dans le testicule et les tissus de réserve de divers arthropodes (1).

Leur évolution nous occupera dans les pages suivantes.

Un premier fait à noter c'est la tendance de ces cellules à se fusionner. L'irrégularité de leurs contours, la délicatesse extrême de leur couche périphérique sont en rapport avec cette tendance. Que l'on rapproche ce fait du précédent, l'inachèvement fréquent de la segmentation, et l'on s'ex-

(1) J. B. Carnoy. *La cytodiérèse des arthropodes; Revue La Cellule.* Tome I, IIme Fascicule, 1885, Pl. V, VI et VII.

pliquera pourquoi l'on observe assez rarement des cellules spermatiques isolées. Dans beaucoup de nos coupes, aucune cellule spermatique ne paraissait libre; tout le massif semblait ne former qu'un seul syncytium, contenant de nombreux noyaux.

Ce n'est pas que ce syncytium se présente comme une masse compacte et homogène, semblable à un plasmodium de myxomycète; on y voit des espaces vides, résultant de la forme souvent étoilée des cellules spermatiques, qui ne sont alors fusionnées que par leurs rayons. Mais en certains points il est impossible de délimiter le territoire cellulaire appartenant à chaque noyau; la fusion est complète. Nous regrettons la mauvaise réussite de la FIG. **379** qui est trop vague. Elle permet toutefois de se faire une idée des changements qui se sont passés dans le cæcum depuis le stade de la FIG. **377**, où son contenu était formé de très petites métrocytes et de cellules spermatiques libres.

Nous nous sommes demandé si cette fusion était réelle ou apparente; naturelle ou artificielle, et, dans le but d'élucider ce point douteux, nous avons varié nos méthodes de préparation. Nous avons fixé des animaux entiers; nous avons employé les agents fixateurs les plus divers : bichlorure de mercure, nitrate d'argent, acide nitrique, acide picrique, acétate d'urane, etc., et toujours nous avons obtenu les mêmes résultats.

L'état symplastique du massif de cellules spermatiques, au début de la première étape, paraît donc réel et normal.

Mais les cellules spermatiques ne sont pas les seuls éléments des cæcums qui présentent de la tendance à se fusionner. Cette tendance se manifeste aussi dans les grandes cellules pariétales qui, après l'envahissement de la partie supérieure des cæcums par les cellules méristématiques, ont continué à tapisser cette région.

La fusion s'établit d'abord latéralement entre les cellules voisines. Elle s'indique déjà dans la FIG. **376**; elle est complète, ou très avancée du moins, dans les FIG. **377** et **378**. Ces trois figures ne contiennent guère que des cellules encore libres dans la lumière du tube, tandis que la paroi de celui-ci est déjà tapissée d'un plasmodium. Plus tard survient la fusion des cellules spermatiques, et alors le protoplasme pariétal et celui du plasmodium interne se confondent en une seule masse symplastique. Tel est l'état du cæcum dont la FIG. **379** reproduit la coupe transversale.

A un moment donné, tout le contenu de la partie supérieure des cæcums constitue donc une seule masse symplastique résultant en partie de l'inachè-

vement de la plasmodiérèse des dernières métrocytes et en partie d'une fusion secondaire qui s'établit entre toutes les cellules de la région : cellules spermatiques et cellules pariétales.

Les cellules pariétales de la région tout à fait supérieure des cæcums ne prennent pas toujours part à la formation du plasmodium. On les retrouve encore isolées à la maturité des spermatozoïdes.

Remarquons que le plasmodium peut exister avant que la première étape ne soit complétement achevée. En effet, on trouve parfois dans son sein des noyaux qui ont plutôt les caractères du noyau des dernières métrocytes que de celui des cellules spermatiques; on y trouve aussi des noyaux en cinèse, FIG. **380**.

Le contenu plus ou moins fusionné des cæcums, que nous venons de décrire, est destiné à organiser plus tard des faisceaux de spermatozoïdes bien individualisés. L'examen des FIG. **380** à **386** permet de suivre le développement de ces derniers.

La FIG. **380** est une coupe transversale, analogue à la FIG. **379**, mais appartenant à un cæcum dont le développement a fait quelques pas de plus. On y voit les noyaux spermatiques, et avec eux le protoplasme commun, se grouper en plusieurs amas situés vis-à-vis des volumineux noyaux des cellules pariétales fusionnées. En d'autres termes, on reconnaît, à l'examen de cette coupe, que le plasmodium se divise en autant de portions qu'il contient de noyaux pariétaux.

Cette division est plus caractérisée encore dans la coupe longitudinale du cæcum plus avancé de la FIG. **381**. Notons que d'autres coupes du cæcum de la FIG. **380** contenaient des noyaux de métrocytes dans le plasmodium; la coupe figurée en montre encore un en cinèse.

Que l'on dissocie un cæcum pendant la période ou règne, dans son contenu, le stade des figures **380** et **381**, et l'on obtiendra des éléments semblables à ceux que nous avons représentés dans les FIG. **331** et **332** de la première partie de ce travail. La première, FIG. **331**, contient des noyaux assez gros et pourvus d'un boyau nucléinien robuste, qui ne peuvent être que des noyaux de métrocytes retardataires.

Chaque fragment du plasmodium correspondant à un noyau pariétal, est destiné à organiser un faisceau de spermatozoïdes. A la description que nous avons faite précédemment du développement de ces corps, nous n'ajouterons ici que quelques remarques complémentaires.

Ces corps, avons nous dit, peuvent être assimilés aux colonies de cel-

lules spermatiques qui, chez d'autres animaux : les insectes et les annélides par exemple, se transforment en faisceaux de spermatozoïdes. Leur fonctionnement et leur destinée sont analogues; cela suffit, selon nous, pour établir cette homologie. Leur origine seule est différente. Tandis que les premières dérivent d'une seule métrocyte, dont elles représentent exactement la lignée, les secondes peuvent résulter de l'union secondaire de cellules n'ayant que des liens de parenté fort éloignée. Mais ce trait ne différencie en rien la signification morphologique actuelle de ces éléments. L'ilòt du plasmodium n'est qu'une cellule multinucléée semblable à la cellule-mère d'une colonie d'insecte avant la plasmodiérèse.

Son développement ultérieur n'est pas identique, mais très analogue à celui de la cellule multinucléée d'insecte : il va se diviser en autant de cellules-spermatozoïdes qu'il contient de noyaux mâles. Mais tandis que chez l'insecte ces cellules-spermatozoïdes s'individualisent le plus souvent en cellules spermatiques, avant de se différentier, chez l'*Asellus* leur individualisation se confond avec leur différentiation; l'une est la conséquence de l'autre.

Les spermatozoïdes s'individualisent et se différentient de la manière suivante. Les noyaux mâles font d'abord saillie à la surface de l'ilòt, comme on le voit dans les FIG. 332, 381 et 382. Ce mouvement vers l'extérieur s'accentue ensuite, et les noyaux sortent vraiment de leur cellule en entraînant avec eux une portion du protoplasme. Il s'en suit qu'une grande partie du protoplasme de l'ilòt se trouve divisée en autant de portions saillantes qu'il y a de noyaux mâles. La colonie prend alors l'aspect d'une grappe et rappelle les colonies spermatiques des gastéropodes (FIG. 382).

La sortie des noyaux se fait différemment. Tantòt c'est le noyau qui sort le premier, comme on le voit dans les FIG. 332 et 391. Mais le plus souvent il pousse devant lui une certaine quantité de protoplasme; c'est le cas pour la plupart des cellules de la FIG. 382, et des FIG. 389 et 390. Dans tous les cas, chaque noyau demeure rattaché au corps de l'ilòt par un pédoncule de protoplasme qui s'allonge et s'étire à mesure que le noyau s'en écarte. Cette partie extérieure organise la gaîne achromatique du flagellum nucléinien et, peut-être, une portion de la hampe du spermatozoïde; *le reste de celle-ci se découpe dans le corps du protoplasme commun qui supporte la grappe et loge le noyau pariétal.* On voit, dans les FIG. 382, 383 et 384, les hampes se perdre dans ce protoplasme, et s'élever assez haut dans le cæcum en s'insinuant en dessous des faisceaux supérieurs. On re-

marque à ce moment qu'une nouvelle fusion s'est produite entre les divers ilòts du plasmodium. Cette fusion est plus ou moins complète. C'est elle qui, jointe à l'arrachement des faisceaux, produit l'état particulier de délabrement dans lequel on retrouve plus tard le corps de chaque colonie spermatique, FIG, 357.

Les deux parties du spermatozoïde, l'interne qui s'organise par une simple différentiation du réticulum, comme un filament axial, et l'externe dont la formation comprend en outre un phénomène d'étirement, représentent, avec le noyau qu'elles suspendent, la cellule spermatique individualisée et en voie de différentiation. Cependant l'individualisation de cette cellule ne sera complète que plus tard, lorsque la différentiation sera terminée et que les spermatozoïdes se détacheront des restes du protoplasme pariétal.

Nous avons peu de chose à ajouter à la description que nous avons faite précédemment des modifications du noyau. Quelques remarques suffiront à l'explication de nos nouvelles figures.

La FIG. 382 met sous les yeux du lecteur un premier mode d'étirement de l'élément nucléinien. On y voit le filament sortir du noyau piriforme comme s'il se déroulait. Toutefois certains indices nous font soupçonner qu'il n'y a pas là un véritable déroulement du filament nucléinien. Assez souvent en effet on remarque, au pôle effilé du noyau devenu piriforme, une petite masse affectant la forme d'un croissant, qui n'est autre que la masse nucléinienne fusionnée et devenue homogène. Nous avons observé bien des fois, chez les insectes et les arachnides, ce phénomène de la fusion de l'élément nucléinien et de sa concentration en une masse solide, rétractée dans l'intérieur du noyau. Ici toute la masse fusionnée se rassemble au pôle d'étirement du noyau, abandonnant derrière elle une cavité vacuolaire assez spacieuse, car le noyau subit en même temps un gonflement notable. Cette masse nucléinienne s'étire ensuite avec l'extrémité du noyau et se tranforme en un mince filament. Celui-ci constituera la partie colorable du flagellum. Les restes du noyau, débris du caryoplasme et de la membrane, sont destinés à être incorporés dans l'appendice en massue qui termine le flagellum du spermatozoïde adulte, FIG. 335. On remarque pendant longtemps dans cet appendice une vacuole qui n'est autre que l'ancienne cavité nucléaire dilatée.

Il existe un autre mode d'évolution du noyau. Les FIG. 383, 385 et 394 y ont rapport. C'est le mode, maintes fois décrit précédemment, en particulier chez l'*Oniscus* (FIG. 319) : le noyau prend un aspect homogène

résultant apparemment de la dissolution de la nucléine. Les noyaux possédant cette constitution interne, ont déjà pris dans les figures indiquées la forme d'un fuseau. C'est la première indication de l'étirement total qu'ils doivent subir pour passer à la forme filamenteuse des FIG. **386** et **395.** Dans ce mode, l'appendice terminal et non colorable du flagellum ne contient guère que le protoplasme de la protubérance spermatique; tandis que, dans l'autre mode, il doit contenir aussi les restes du caryoplasma et de la membrane nucléaire.

Enfin un troisième mode s'observe encore : le filament nucléinien reste inaltéré pendant plus longtemps; nous avons décrit ce mode dans la première partie, p. 152 et 153. Le remaniement interne que subit en général l'élément nucléinien, quand il prend la forme et l'aspect homogène du noyau du spermatozoïde, se produirait, dans ce cas, en même temps que l'étirement du noyau, et non avant comme c'est le cas ordinaire.

Le flagellum nucléinien s'organise habituellement pendant que la protubérance de protoplasme, entraînée par la sortie du noyau, subit le phénomène de l'étirement. Cependant cette règle n'est point sans exception. En effet les modifications du noyau sont parfois en avance et, parfois en retard sur celles du protoplasme. Le premier cas s'observe dans la FIG. **385** : les noyaux spermatiques y sont a peine allongés, tandis que la portion protoplasmatique externe a déjà subi presque tout l'étirement et tout l'amincissement dont elle est susceptible.

Le deuxième cas est realisé dans la FIG. **334.** Dans cette volumineuse colonie l'élément nucléinien est déjà transformé en flagellum et la membrane du noyau est entièrement résorbée; tandis que les protubérances sont encore épaisses et sessiles.

A la maturité les spermatozoïdes se séparent du corps de la colonie; mais ils demeurent unis en un faisceau serré. Ils descendent ainsi dans le canal déférent, en passant à côté des restes du cumulus méristématique, s'il existe encore. En effet, il y a ordinairement un canal libre entre ce cumulus et la portion de la paroi du tube qui n'a pas pris part à sa formation.

Après leur départ, on ne retrouve plus dans les cæcums que la portion du protoplasme des divers ilôts, qui n'a pas été utilisée dans la formation des spermatozoïdes.

Ce fait n'est pas douteux. Il est intéressant au point de vue de la théorie du sexe des cellules reproductrices. En effet, le noyau pariétal

de chaque ilòt du plasmodium, qui constitue un faisceau de spermatozoïdes, a-t-il une autre signification que le prétendu noyau femelle des insectes? L'identité de leurs conditions de vie actuelle, à la base d'un faisceau individualisé, ne suffit-elle pas à établir l'identité du rôle et de la signification de ces deux productions? Il y a lieu de penser. Dès lors, aucun des deux n'est un noyau femelle; car celui de l'*Asellus* n'a qu'une parenté collatérale très éloignée avec les noyaux spermatiques; il appartient à une cellule sœur de celles qui ont engendré le méristème spermatique et les noyaux mâles. Le gros noyau pariétal ne constitue certainement pas chez l'*Asellus* l'élément femelle d'une cellule-mère dont les noyaux spermatiques représenteraient l'élément mâle. Et pourtant, au point de vue morphologique, c'est bien le « noyau femelle, » au même titre que le noyau des cystes des insectes, ou que celui du « cytophore » des auteurs. Nulle autre production, pouvant avoir cette signification, ne nous est connue chez l'*Asellus* ni chez les autres isopodes.

Ajoutons encore une remarque qui peut avoir son importance au point de vue de la théorie du sexe : il n'est pas impossible que les restes des cellules pariétales, ou, si l'on veut, les massifs de protoplasme détachés des faisceaux de spermatozoïdes, et contenant le prétendu noyau femelle, ne régénèrent un épithélium semblable à celui de la FIG. **359**, et capable d'une nouvelle prolifération.

En ce cas, le testicule de la FIG. **357** ne proviendrait pas nécessairement d'un animal sur le point de finir ses jours; son épuisement ne serait que momentané. Le testicule bien constitué de la FIG. **359** représenterait un stade ultérieur de cet organe rajeuni. De nouvelles recherches nous apprendront, espérons-le, ce qu'il faut penser de cette hypothèse vers laquelle nous nous sentons porté, et qui pourrait bien trouver encore sa réalisation chez d'autres animaux possédant un noyau femelle, parent des noyaux mâles.

RÉSUMÉ

Nous pouvons formuler de la manière suivante les principaux résultats de nos observations sur la deuxième étape chez l'*Asellus aquaticus*.

1° Les dernières métrocytes et les cellules spermatiques restent souvent unies en chaînes, fait qui résulte de l'inachèvement de la dernière plasmodiérèse.

2° D'autre part, tous les éléments qui remplissent le sommet des cæcums, vers la fin de la première étape : petites métrocytes, cellules spermatiques, cellules pariétales, se fusionnent plus ou moins complétement.

3° Il en résulte la formation d'une seule masse plasmatique, souvent déchirée du côté de la lumière du cæcum.

4° Plus tard, cette masse se divise et forme autant d'amas multinucléés, véritables colonies spermatiques, qu'il y a de noyaux pariétaux.

5° Les noyaux spermatiques font ensuite saillie hors du fragment de plasmodium qui les contient, en entraînant, ou en poussant devant eux, une certaine quantité de protoplasme. La fraction du plasmodium présente alors l'aspect d'une grappe.

6° Chacune des protubérances de cette grappe subit ensuite des modifications :

a) Le noyau s'étire par son pôle interne.

En même temps son élément nucléinien *se fusionne* et s'étire en un filament; ou bien il *se dissout* dans le caryoplasma et alors c'est le noyau entier qui s'étire. Dans certains cas, l'étirement du noyau survient avant la production de ces phénomènes; alors le filament nucléinien paraît se dérouler pour former la partie colorable du flagellum.

b) Le protoplasme entraîné dans la sortie du noyau, avec les débris du caryoplasme et de la membrane nucléaire, se transforme aussi en un corps filamenteux qui se renfle légèrement en massue, et s'incruste d'une substance réfringente.

7° Le corps de la colonie, qui loge un noyau pariétal, organise tout un faisceau de filaments élastiques, les hampes ou queues des spermatozoïdes, chacune de ces hampes se raccorde avec le flagellum nucléinien d'une des protubérances. La portion achromatique du spermatozoïde dérive donc à la fois :

Du caryoplasme et des débris de la membrane nucléaire;

Du cytoplasme des protubérances;

Et du cytoplasme du corps de la colonie.

Les deux premières portions produisent la massue terminale et la gaîne achromatique du flagellum nucléinien; la troisième forme surtout la hampe qui s'y taille à la manière du filament axial ordinaire.

8° Vers la fin de l'évolution des protubérances, les corps des diverses colonies, fractions du plasmodium, se refusionnent.

9° Le noyau de chaque portion du plasmodium figure, par rapport à

la colonie et au faisceau qui en dérive, le noyau femelle des colonies des insectes.

10° Ce noyau, avec le reste du protoplasme qui n'a pas pris part à la formation des spermatozoïdes, demeure appliqué à la paroi des cæcums, après le départ des faisceaux.

11° Enfin les faits que nous avons observés tendent à faire admettre que les restes des anciennes cellules pariétales dont le noyau figurait, par rapport aux faisceaux, le prétendu noyau femelle, régénèrent un épithélium capable d'une nouvelle prolifération.

Troisième étape.

Les spermatozoïdes adultes ont la forme d'un fouet, dont la corde seule se colore par le vert de méthyle. Cette partie soutient une portion terminale un peu renflée, réfringente, qui reste incolore. Ils sont réunis en faisceaux assez serrés, mais ne sont pas aglutinés par une substance solide comme chez les oniscides. Aussi ne donnerons-nous pas à ces faisceaux le nom de spermatophores.

Le spermatozoïde isolé de la FIG. 395 provient de la dissociation d'un faisceau.

Oniscides.

La méthode décrite précédemment nous a permis d'acquérir au sujet des oniscides quelques données positives qui remplaceront les hypothèses et les rapprochements analogiques, dont nous nous avions dû nous contenter lors de notre première publication. Les principaux points sur lesquels ces nouvelles observations ont jeté quelque lumière sont les suivants :

La multiplication des métrocytes et la genèse des cellules spermatiques;

Le genèse des éléments en grappe;

Les rapports, la disposition et la signification du plasmodium à noyaux allongés des cæcums.

Diverses espèces ont fait l'objet de ces nouvelles recherches. Dans toutes, nous avons reconnu les mêmes processus avec très peu de variation dans les détails. Toutefois il en est une qui nous a montré des détails plus intéressants que les autres : c'est le *Porcellio dilatatus*, curieux oniscide de grande taille, qui habite surtout les caves et les silos.

1° *Multiplication des métrocytes et genèse des cellules spermatiques.*

Nous avons dit précédemment que « la formation endogène ne s'observe pas chez les édriophthalmes. » Cette assertion nous ne pouvons aujourd'hui que la confirmer. Nous la complèterons en l'énonçant comme suit pour ce qui concerne le groupe dont nous traitons présentement : *chez les oniscides la multiplication des métrocytes se fait uniquement par segmentation binaire. Aux débuts, cette segmentation peut être acinétique ou directe ; plus tard elle est toujours cinétique, et c'est une dernière cinèse qui donne naissance aux cellules spermatiques.* Ce résultat découle des faits que nous mettons sous les yeux du lecteur dans les FIG. **396** et **407**, qui vont nous permettre d'exposer le détail de nos observations. La FIG. **396** est la représentation fidèle d'une coupe microtomique longitudinale intéressant les trois cæcums d'un testicule. Disons cependant que nous y avons ajouté un détail qui faisait défaut dans l'original : nous voulons parler des petits massifs de cellules qui surmontent la pointe des cæcums. Il n'est point difficile d'obtenir des coupes complètes, pourvu qu'on ait soin de ne faire agir le réactif fixateur qu'après avoir disposé l'organe sur un porte-objets, afin que les trois cæcums demeurent dans le même plan. Cette figure, dessinée sous un faible grossissement (A. 1. ZEISS), a pour but de donner une idée générale de la structure du testicule et de la disposition de son contenu. Les éléments qui constituent ce dernier se voient, plus grossis (1/12.4), dans les FIG. **397** à **403**.

Le contenu des cæcums est toujours divisé en deux lots.

Le premier, qui remplit à peu près la moitié supérieure, forme une réserve d'éléments divers, destinés à fonctionner plus tard.

Le second, occupant la moitié inférieure, comprend des produits, plus ou moins avancés, de la différentiation des cellules spermatiques. Tout ce lot, après s'être transformé en spermatozoïdes, quitte la portion supérieure du cæcum, à un moment donné, et les éléments de la réserve ne tardent pas à s'insinuer à sa place.

Analysons séparément le contenu des portions supérieures des trois cæcums; nous trouverons dans chacun d'eux un stade différent du développement des métrocytes; aussi leur étude nous révélera-t-elle presque toute l'histoire de ces éléments.

L'état le plus jeune des métrocytes est représenté dans le cæcum inférieur, marqué du chiffre 1 ; la cellule de la FIG. **397** est tirée d'un organe analogue, mais elle est vue sous un grossissement plus fort.

Comme on le voit, les métrocytes à cet âge ressemblent à certaines cellules de l'*Asellus aquaticus*, FIG. 362. Leur noyau présente le même aspect, dû à la disposition fragmentée de l'élément nucléinien. Il contient souvent un nucléole à peine colorable. On observe parmi ces cellules la sténose, ou division directe du noyau. La FIG. 398 en est un exemple. L'étranglement de ce noyau indique un stade de la diérèse; il est destiné, selon nous, à devenir complet. La présence d'étranglements plus profonds, jointe à celle de deux noyaux séparés, présentant la même forme et occupant la même position relative que les deux moitiés des noyaux étranglés, nous obligent à admettre que le sillon n'est pas un détail accidentel et dénué de valeur.. Les métrocytes se multiplient donc par sténose. Ce mode de division est toutefois peu actif. C'est au sommet des cæcums qu'il s'observe le plus fréquemment.

Comme chez l'*Asellus*, on peut suivre la reconstitution du boyau nucléinien, et reconnaitre que ce remaniement est un phénomène avant-coureur de la division cinétique. La cinèse apparaît en effet tôt ou tard dans toutes ces métrocytes (FIG. 404); elle annonce les débuts d'une période de diérèse plus active. Ainsi naît un massif de métrocytes plus petites, un véritable méristème spermatique; c'est lui qui remplit la portion moyenne du cæcum n° 2 de la FIG. 396.

Mais la formation de ce massif n'est pas, comme chez l'*Asellus*, localisée à une aire restreinte de l'épithélium. La cinèse y débute dans certaines cellules éparses au milieu des métrocytes; elle envahit les autres peu à peu. De telle sorte que, à un moment donné, le massif de métrocytes à nucléine fragmentée, qui occupait d'abord le cæcum, se trouve remplacé en partie par des cellules à boyau bien net, se multipliant activement par cinèse. Nous disons en partie, parce qu'il reste dans tous les cæcums un certain nombre de métrocytes quiescentes en réserve. FIG. 396, *rm*.

Passons au cæcum n° 2.

Le développement des métrocytes y a fait un pas de plus.

Son sommet est toujours occupé par des cellules semblables à celles qui remplissent le cæcum précédent : c'est la réserve de métrocytes quiescentes.

Sous ce premier groupe se voit une masse serrée de petites cellules à boyau nucléinien bien formé, FIG. 399. Ce sont des éléments nés par cinèse aux dépens des métrocytes à nucléine fragmentée, qu'elles remplacent maintenant dans cette région du cæcum. C'est le méristème spermatique en plein développement.

Ces cellules se multiplient par cinèse, FIG. 400. Mais c'est par intermittence que ce phénomène s'y produit; car certains cæcums semblables se montrent pleins de figures caryocinétiques, tandis que d'autres n'en contiennent que quelques-unes, ou pas du tout.

Le cæcum n° 3 contient encore dans sa moitié supérieure deux sortes d'éléments : des métrocytes quiescentes et un massif de cellules prolifératives. Celles ci sont de dimensions plus faibles encore que dans le deuxième cæcum. A ce point de vue, elles diffèrent peu des cellules spermatiques; cependant la présence de cinèses, donnant naissance à des cellules plus petites, démontre qu'elles n'ont pas encore cette valeur.

Ce cæcum, plus avancé que le deuxième, contient aussi un massif plus considérable de métrocytes en réserve; elles constituent une colonne solide occupant, du côté gauche, la moitié de la longueur du cæcum. Il est donc vraisemblable que ces métrocytes se multiplient, tandis que s'effectue la prolifération des cellules méristématiques. Suivant quel mode de division se fait cette multiplication des métrocytes en réserve? La sténose s'observe parmi elles; nous l'avons dit. Mais ce mode est-il exclusif? Nous ne le pensons pas, car il nous est arrivé deux fois de trouver une cinèse au milieu de la réserve dans des cæcums semblables au n° 2 de la FIG. 396.

La sténose est donc le mode de multiplication normale des métrocytes en réserve; la cinèse concourt peut-être aussi à l'augmentation numérique de ces éléments. La division cinétique existe seule dans la formation nouvelle qui apparaît dans le cæcum, ainsi qu'au sein du massif de cellules prolifératives.

2° *Genèse des faisceaux de spermatozoïdes.*

La genèse des éléments en grappe, FIG. 318 et 319, qui deviennent des faisceaux était un point fort obscur pour nous, lors de notre première publication. A défaut de faits, nous avons alors émis une hypothèse. Nous avons rapproché l'origine de ces productions de celle des spermatoblastes à formation exogène, leurs homologues évidents; nous avonsregardé comme probable la formation de ces éléments aux dépens d'une seule cellule-mère.

Mais l'analogie trompe souvent en biologie; nos recherches nouvelles nous l'ont prouvé une fois de plus. Elles nous ont démontré en effet que chez les oniscides comme chez l'*Asellus*, ces éléments en grappe, ou colonies spermatiques, *ne résultent pas de la plasmodiérèse incomplète d'une cellule-mère, mais bien de l'union secondaire de plusieurs cellules spermatiques.*

Nous avons vu tout à l'heure que la prolifération des métrocytes donne naissance à une masse de petites cellules, qui remplit presque toute la moitié supérieure des cæcums. Suivons maintenant la destinée ultérieure de ces éléments.

Le cæcum nº 3 de la FIG. 396 nous les montre encore dans sa moitié supérieure. Cependant une partie des cellules est déjà descendue dans la moitié inférieure, et s'est disposée contre les parois du tube, en dedans d'une couche de noyaux allongés qui en tapisse la membrane.

Leur noyau, à cette époque, prend déjà un aspect particulier, semblable à celui des mêmes éléments chez l'*Asellus*; il résulte surtout de ce que l'élément nucléinien est localisé contre la paroi, laissant dans le centre un vide hyalin. Cet aspect est plus prononcé encore dans les plus petites cellules, qui sont les cellules spermatiques. La FIG. 406 représente, sous un grossissement plus considérable que celui de la FIG. 396, une coupe longitudinale intéressant les deux portions contiguës d'un cæcum analogue au cæcum du nº 3. La disposition latérale des éléments descendus y est plus distincte. On y remarque encore une cinèse.

Un peu plus tard, alors que les cellules spermatiques sont formées en grand nombre, tous ces éléments, comme chez l'*Asellus*, paraissent fusionnés entre eux et avec le protoplasme indivis qui renferme les noyaux allongés. A peine voit-on dans la lumière du tube quelques cellules isolées et libres.

Nous disons : *paraissent fusionnés*, parce que le fait de leur fusion en un seul plasmodium est fort difficile à constater *de visu*. En effet il arrive souvent que des éléments, aussi délicats et aussi comprimés que ces cellules spermatiques, paraissent fusionnés, bien qu'en réalité ils conservent toute leur individualité. Avec de tels objets, les coupes à la paraffine nous inspirent toujours de la défiance.

Aussi est-ce plutôt en nous appuyant sur les données fournies par la dissociation des cæcums, que nous concluons à la fusion des éléments. En effet, le contenu des cæcums, au stade du nº 2 de la FIG. 396, se laisse dissocier avec une facilité remarquable en un grand nombre de cellules uninucléées intactes. Celles-ci, à ce moment, n'adhèrent nullement entre elles, et se dispersent au moindre coup d'aiguille. Plus tard, au contraire, leur dissociation devient pénible; elle fournit des préparations remplies de masses irrégulières de protoplasme, apparemment indivises, et logeant de nombreux noyaux.

Ajoutons que la tendance des dernières métrocytes à se fusionner en leurs points de contact, se révèle déjà par le fait que fort souvent celles qui occupent le milieu de la lumière du tube sont unies entre elles par des prolongements anastomotiques. C'est ce que l'on voit dans la FIG. **406**.

Quoi qu'il en soit de cette fusion, un peu plus tard, l'aspect du contenu des cæcums se modifie profondément. On n'y observe plus alors une masse apparemment indivise de protoplasme, parsemée de nombreux noyaux, mais un grand nombre de groupements de six à dix noyaux aglutinés par un peu de protoplasme, et logés dans des sortes de diverticulums. Ce sont les éléments en grappes que nous avons figurés en 1884, PL. 8, FIG. **318** et **319**, et PL. 9, FIG. **404**. Ces éléments dérivent donc de la division du plasmodium et non de la division incomplète d'une cellule-mère unique.

Malgré nos investigations, nous n'avons rencontré aucune cellule multinucléée chez les oniscides.

De ce mode si particulier de genèse des faisceaux spermatiques, que faut il conclure au sujet de la signification des éléments en grappe dont ils dérivent?

Nous les avons autrefois rapprochés des colonies exogènes de cellules spermatiques, celles qu'on observe chez les annélides, par exemple. Ces colonies dérivent de la division incomplète d'une cellule mère. Chez les oniscides, au contraire, les éléments en grappes dérivent de l'union de cellules spermatiques, qu'une segmentation binaire complète avait entièrement libérées précédemment. Peut-on considérer ces deux sortes de productions comme des éléments homologues?

On peut répondre affirmativement à cette question.

La structure anatomique d'un élément semblable à celui de la FIG. **318** nous oblige à le considérer comme un seul tout cellulaire, le protoplasme des six masses appendiculaires étant en libre communication avec celui de l'axe central. Que ces six masses aient une origine différente, ou qu'elles soient nées d'une même cellule-mère; que le faisceau soit une colonie exogène de cellules spermatiques, ou qu'il soit un syncytium, cela importe peu au point de vue de sa signification morphologique. Le mode de genèse ne peut, selon nous, constituer entre ces deux espèces d'éléments une différence essentielle, pas plus qu'il ne peut servir à différencier un plasmodium d'une cellule multinucléée ordinaire.

Nous avons un détail à ajouter à la description du développement des faisceaux : des coupes semblables à la FIG. **404** ne montrent aucune limite

entre les territoires des divers faisceaux, à leur base. Ils se perdent, en ce point, dans le plasmodium; les hampes y pénètrent et s'insinuent entre les noyaux allongés. Si l'on dissocie un cæcum semblable, on obtient, à l'état d'isolement, des faisceaux dont la partie inférieure est plus ou moins désorganisée et dont les hampes divergent. Ce fait indique qu'ils faisaient corps avec le plasmodium dont on les a violemment détachés. On n'obtient plus alors des éléments en grappes, ni des faisceaux intacts et aussi bien limités que ceux des FIG. **318** et **324**. Il est donc évident qu'une nouvelle coalescence entre les éléments en grappe et le plasmodium se rétablit vers la fin du développement des hampes; les restes de protoplasme, qui ne sont pas employés à la formation des ces dernières, se refusionnent et rentrent dans le corps du plasmodium général.

Disons aussi que les cellules multinucléées, dont nous avons autrefois signalé la présence dans les préparations du testicule dissocié, ne pouvaient provenir que des petits massifs irréguliers qui surmontent la pointe des cæcums. Ces massifs contiennent ordinairement des cellules à plusieurs noyaux. Nous ignorons complètement la fonction de ces massifs terminaux, situés en dehors de l'enveloppe des cæcums.

3° *Plasmodium et noyaux allongés.*

Les innombrables noyaux allongés que renferment toutes les dissociations des cæcums sont, avons nous dit, contenus dans une masse de protoplasme indivis. A l'époque où nous publiâmes nos premiers résultats nous ne possédions sur la disposition de cette sorte de plasmodium, à l'intérieur du cæcum, que des données assez incomplètes; quelques coupes réussies dans le testicule du *Porcellio dilatatus* nous permettent de revenir sur cet objet, pour en compléter la description.

Les figures **405** et **407** nous montrent, sur des coupes transversales, la disposition curieuse des noyaux allongés et du plasmodium. Les noyaux sont, comme on le voit, disposés en colonnes longitudinales, adossées à la membrane du tube, mais proéminant fortement à l'intérieur et réunies entre elles par des ponts.

Le vert de méthyle colore très vivement ces noyaux, beaucoup plus vivement que les autres noyaux du testicule. Aussi ces coupes transversales présentent elles a l'œil un aspect des plus élégants. Les coupes longitudinales des FIG. **396**, **404** et **406** montrent les colonnes de noyaux, vues de profil. Jointes aux deux précédentes, ces figures nous apprennent que les

noyaux allongés affectent presque tous, par rapport à l'axe du tube, une disposition radiale et un peu convergente de haut en bas vers cet axe.

Les coupes longitudinales, aussi bien que les préparations des testicules montés tout entiers, montrent que ces noyaux n'existent pas dans la moitié supérieure des cæcums.

Le plasmodium tapisse entièrement, dans la région inférieure, la surface interne du tube testiculaire; il constitue une masse considérable. Cependant, eu égard au nombre énorme des noyaux, la masse protoplasmatique est très faible. Nous avons été obligé, pour la clarté du dessin, de réduire de beaucoup le nombre de ces noyaux.

L'origine de ce plasmodium est un point que nous eussions bien désiré connaître; mais nos recherches, dans leur état actuel, ne nous ont encore rien appris à ce sujet.

Le plus jeune animal dont nous ayons examiné le testicule, un *Porcellio dilatatus*, avait moins de trois millimètres de longueur; aussi n'est-ce pas sans étonnement que nous y trouvâmes deux cæcums et tout le canal déférent remplis de spermatozoïdes. L'animal, malgré sa petite taille, avait donc atteint la maturité sexuelle. Le plasmodium y tapissait la paroi du tube comme dans les grands sujets, seulement il constituait une simple couche pariétale dans laquelle les noyaux étaient plus espacés que chez l'adulte, et disposés irrégulièrement. La disposition en colonnes longitudinales et radiales était à peine indiquée sur certains points. Quant aux noyaux, ils affectaient une forme généralement moins allongée que dans les individus plus âgés. Chose remarquable! le plus grand nombre d'entre eux était en sténose. Ce dernier fait s'explique assez bien par l'accroissement que subissent encore à cette époque les organes testiculaires, comme d'ailleurs tous les autres organes.

Le *Porcellio dilatatus* s'accroît assez vite, et mue souvent. Il n'est donc pas étonnant que les noyaux s'y divisent avec une certaine activité, pour engendrer l'immense quantité que le testicule en contient chez l'animal parvenu à sa taille moyenne.

En tout cas, s'il est encore aujourd'hui quelqu'un qui puisse douter de l'existence normale de la sténose des noyaux, qu'il examine le testicule d'un jeune *Porcellio dilatatus*. Il y reconnaîtra indubitablement que ce processus, malgré la lenteur qui paraît le caractériser, peut cependant suffire à un travail actif et considérable de multiplication nucléaire. De plus, s'il veut porter ses recherches sur l'épithélium qui tapisse le canal, dans lequel débouchent les trois cæcums, il arrivera aisément, avec un peu de persévérance, non seule-

ment à y observer la caryosténose, mais encore à y constater la plasmodiérèse consécutive à ce phénomène.

Quel est le rôle de cette étrange production que nous désignons sous le nom de plasmodium pariétal? Nous nous sommes souvent posé cette question. Les faits que nous venons d'exposer, aussi bien que ceux dont nous avons fait la description chez l'*Asellus*, indiquent suffisamment, nous semble-t-il, que ce plasmodium concourt à la formation des queues, ou hampes des spermatozoïdes.

En effet, si les éléments en grappe sont encore bien distincts et séparés l'un de l'autre sur leurs flancs, vers la fin de leur développement, il n'en est pas de même à leur extrémité postérieure; celle-ci se confond avec le plasmodium. Au stade des FIG. **383** (*Asellus*) et **404** (*Porcellio dilatatus*), on voit les queues s'insinuer dans le plasmodium, entre les noyaux et derrière eux, et, selon toute apparence, se découper sur une grande partie de leur longueur dans la masse même de ce protoplasme indivis. Celui-ci paraît donc avoir pour fonction de suppléer à l'insuffisance du protoplasme des cellules spermatiques, trop pauvre, sans doute, pour fournir par lui seul les éléments de l'énorme hampe des spermatozoïdes.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons assimiler le plasmodium permanent des oniscides à celui qui existe momentanément chez l'*Asellus aquaticus*, dans la région où les faisceaux s'organisent.

Quant au rôle des noyaux du plasmodium, il nous est encore bien moins connu que celui du protoplasme. Cependant leur étonnante quantité indique qu'ils remplissent une fonction importante. Cette fonction ne serait-elle pas plutôt en rapport avec un travail chimique d'élaboration, la production de la substance élastique des queues, qu'avec les phénomènes de diérèse, attendu que le plasmodium ne se divise jamais?

Espérons que la lumière se fera un jour sur ce point. La question capitale de la cytologie, celle du rôle que joue le noyau dans la cellule, recevra sans doute bientôt une solution satisfaisante.

AUTRES ESPÈCES.

Nous avons peu de chose à dire au sujet des autres espèces d'oniscides, les différences qu'elles présentent dans la formation des spermatozoïdes sont sans valeur. Notons cependant un détail : chez aucune d'entre elles nous n'avons retrouvé la dispositon régulière des colonnes de noyaux plasmodiques. Partout ces éléments occupent la périphérie du tube, mais sur une coupe transversale ils présentent une disposition analogue à celle des très jeunes *Porcellio dilatatus*.

Certaines espèces sont plus favorables que d'autres à l'étude de certaines particularités. Ainsi chez le *Porcellio dilatatus*, si favorable à l'étude du plasmodium et des métrocytes, les spermatozoïdes et leurs faisceaux sont fort petits et d'une observation assez difficile; l'*Oniscus asellus*, au contraire, est un objet de choix pour l'étude de ces derniers éléments.

Voici les espèces qui ont fait l'objet de nos recherches :

Porcellio dilatatus.
" *scaber. (Latreille.)*
" *scaber. (Var. dubius.)*
" *pictus.*
" *pruinosus.*
Ligia oceanica (1).

Les *Idotea hectica, tricuspidata et entomon* nous paraissent différer très peu des oniscides. Ils sont particulièrement favorables à l'étude des phénomènes qui ont pour siège le noyau de la cellule spermatique. Nous avons jugé intéressant de représenter trois stades de la métamorphose chez l'*Idotea hectica*, FIG. 409 à 412. Le premier, FIG. 410, est un noyau de cellule spermatique, très volumineux, si on le compare à ceux des oniscides. Il contient un filament nucléinien distinct et lâchement pelotonné.

La FIG. 411 représente un élément semblable s'étirant déjà par l'un des pôles. On y voit le filament nucléinien se dérouler à mesure que cet étirement se poursuit.

Un stade semblable est visible dans la FIG. 412, mais ici ce n'est plus une extrémité du filament qui est entraînée dans la queue, c'est une anse dont les deux branches se fusionnent dans la partie étirée pour former le flagellum du spermatozoïde.

Les FIG. 408 et 409 reproduisent des noyaux du même animal, dans lesquels la reconstitution du filament nucléinien est en voie de s'opérer.

AMPHIPODES.

Nous nous sommes borné, dans la première partie de notre travail, à indiquer la marche générale de la première étape chez le *Gammarus pulex*, sans nous arrêter aux détails de la structure du testicule et de son contenu. Depuis ce temps, nous avons pratiqué dans le testicule du *Gammarus locusta* quelques coupes qui nous ont fourni des indications plus précises.

(1) Nous adressons nos remerciements les plus sincères à notre savant collègue, M. le professeur DELLA VALLE, de Modène, qui a bien voulu nous déterminer un grand nombre d'espèces d'édriophthalmes.

Le testicule des *Gammarus* se compose d'un simple cæcum dont la moitié supérieure est le siège de la formation des spermatozoïdes.

Portons un instant notre attention sur le contenu de cette portion de l'organe, dans la coupe transversale représentée FIG. 413. Nous y voyons quatre espèces d'éléments cellulaires, disposés en autant de groupes distincts.

Le premier groupe, marqué des lettres *rm*, est formé de cellules-mères à élément nucléinien fragmenté, semblables à celles du *Porcellio dilatatus*, FIG. 396 *rm*. Nous avons vu parmi ces premiers éléments trois ou quatre sténoses.

Le second, FIG. 413 *mp*, est formé de cellules de même grandeur, mais dont le noyau contient un filament nucléinien bien visible. Il a la forme d'une bande transversale. A plusieurs reprises nous y avons vu un grand nombre de cinèses.

Le troisième groupe occupe toute la portion de la lumière du tube qui n'est pas remplie par les deux groupes précédents, c'est-à-dire environ la moitié. Il est constitué par des cellules spermatiques dont beaucoup commencent à subir l'étirement qui doit les transformer en spermatozoïdes.

Enfin le quatrième massif se présente sous la forme d'une couche de protoplasme indivis contenant de gros noyaux, semblables à ceux des cellules pariétales de l'*Asellus*. Cette couche tapisse la membrane du tube sur la moitié de sa section transverse. Elle n'existe qu'au niveau de la masse des cellules spermatiques qu'elle enserre comme d'un manteau.

La valeur de ces quatre espèces d'éléments n'est pas difficile à saisir. Chacun d'eux trouve son analogue dans le testicule de l'*Asellus* et des oniscides.

En effet, le premier groupe, *rm*, constitue une réserve de métrocytes quiescentes, semblable à celle qui occupe le sommet des cæcums de l'*Asellus*, FIG. 396 2 et 3.

Le second est formé de cellules prolifératives; c'est un méristème, né des métrocytes du premier groupe, et absolument analogue et semblable, à celui de l'*Asellus* et de l'*Oniscus*.

Le troisième est formé de cellules spermatiques, éléments homologues des petites cellules qui, chez l'*Asellus* et les oniscides, s'unissent en groupes pour former les faisceaux de spermatozoïdes.

Le quatrième, par sa disposition pariétale et son indivision, est évidemment l'homologue du plasmodium pariétal des oniscides et, par suite, des cellules pariétales de l'*Asellus*.

La disposition de ces divers groupes d'éléments dans le cæcum des *amphipodes* n'est donc pas tout à fait la même que chez les *isopodes* : chez les premiers ils ont la forme de colonnes longitudinales juxtaposées, tandis que chez les derniers ils sont ordonnés en massifs plus ou moins allongés, superposés et se touchant par des surfaces plus ou moins horizontales ou obliques.

Les processus de la première étape chez le *Gammarus locusta* sont donc vraisemblablement les suivants :

A un moment donné, un certain nombre d'entre les métrocytes de réserve, *rm*, manifestent une reprise d'activité proliférative, dont le début est marqué probablement par la reconstitution d'un filament nucléinien normal, et entrent en cinèse. Elles donnent ainsi naissance à un massif de cellules à cinèse, *mp*, qui continuent à se diviser. Après le départ des spermatozoïdes qui occupaient la lumière du tube, celle-ci se remplit de cellules spermatiques, issues de cellules prolifératives du massif précédent, ou plutôt d'un certain nombre d'entre elles. Car nous pensons que jamais ce massif ne se transforme d'un seul coup en une quantité de cellules spermatiques, mais que l'évolution de ce groupe méristématique se fait, comme chez l'*Asellus*, en plusieurs fournées. En effet, dans tous les testicules, en divers états, que nous avons eu sous les yeux, il existait toujours un groupe de métrocytes prolifératives, *mp*, entre la réserve et le massif des cellules spermatiques. Celles-ci, une fois formées, subissent les métamorphoses internes que nous avons décrites dans la première partie, et sur lesquelles nous jugeons inutile de revenir(1).

Les phénomènes de la première étape sont donc semblables à ceux qui se passent chez les isopodes. Mais un fait important différencie la deuxième étape dans ces deux groupes : nous voulons parler de l'union et de la fusion plus ou moins complète des éléments testiculaires, qui signale les débuts de cette étape chez les isopodes. Ce phénomène fait défaut chez les amphipodes; les cellules spermatiques y demeurent libres et isolées. Aussi les spermatozoïdes, comme nous l'avons dit, ne sont pas unis en faisceaux.

Mais alors quel peut être le rôle de la couche plasmodique, *pl*, qui tapisse la moitié du cæcum? Nous pensons que ce rôle est le même que celui du plasmodium des isopodes : il concourt à la formation des queues. En effet, la portion étirée des cellules spermatiques paraît s'engager dans la masse

(1) L. c., p. 162.

plasmodique en s'allongeant. Ce fait n'est pas encore sensible au stade de la FIG. 413, mais il le devient un peu plus tard. On voit alors la limite interne du plasmodium perdre sa régularité et se déchiqueter. En même temps le protoplasme pariétal fait saillie dans les intervalles qui séparent les cellules spermatiques et les queues de celles-ci pénètrent aussi dans sa masse, sans toutefois s'y enfoncer très loin vers la paroi du tube; elles se dirigent toutes, en se contournant obliquement, vers le haut du cæcum. C'est ainsi que le plasmodium peut concourir à la formation de la volumineuse portion caudale des spermatozoïdes; les minimes cellules spermatiques eussent été sans doute impuissantes à l'édifier toutes seules.

B. Décapodes.

TRAVAUX ANTÉRIEURS.

On peut trouver dans le mémoire de GROBBEN sur les organes génitaux mâles des décapodes (1) une revue critique de toute la bibliographie spermatologique de ces crustacés. Nous nous contenterons d'y renvoyer le lecteur, jugeant inutile de répéter ici le résumé que le savant professeur de Vienne y fait des principales conclusions de ses devanciers. La liste de tous les auteurs que nous avons consultés sera du reste comprise dans notre bibliographie générale.

Quant au travail de GROBBEN lui-même, et à ceux qui lui sont postérieurs, nous allons en donner une courte analyse.

Première étape.

Le travail de GROBBEN est sans contredit le plus important qui ait été publié sur la spermatogénèse des crustacés. Cet auteur décrit la structure macroscopique et l'anatomie interne des organes mâles chez de nombreuses espèces, et en donne de bonnes figures.

Nous n'entrerons pas dans le détail de ces descriptions; ce serait nous obliger à reproduire les pages nombreuses et concises qu'il leur consacre. Bornons-nous à dire qu'en général il trouve le testicule des thorascostracés constitué comme suit.

---

(1) GROBBEN. *Beiträge zur Kenntnis der Mannlichen geschl. Org. der Dekapoden.* Arbeiten aus der zool. Inst. der Univ. Wien, 1878.

Une membrane multicellulaire en constitue la paroi. La cavité qu'elle limite est parfois tubulaire; d'autres fois elle est moins simple et se consstitue d'un assemblage d'acinis, représentant autant d'évaginations d'un organe embryonnaire primitivement cylindrique.

Le contenu de cette cavité testiculaire comprend :

1° Dans certaines portions un épithélium qui est inactif dans la fonction spermatogénétique proprement dite. Il a pour fonction de sécréter les plasmas spermatiques.

2° Des cellules-mères qu'il appelle spermatoblastes.

3° Des noyaux plongés dans une masse indivise de protoplasme, et constituant avec elle le blastème de remplacement des spermatoblastes. Cette masse est irrégulièrement répandue, emprisonnée entre ces derniers et la membrane propre du testicule.

Dans certaines espèces, la couche de spermatoblastes et la couche de blastème de remplacement, emboîtées l'une dans l'autre, constituent un revêtement complet aux tubes ou aux acinis. Chez d'autres, elles n'existent qu'en certains points, le reste de la cavité étant tapissée d'un épithélium non germinatif.

Le blastème de remplacement, comme son nom l'indique, sert à organiser une nouvelle couche de spermatoblastes après chaque saison de reproduction. D'après Grobben, les gros noyaux de ce blastème délimitent, dans le protoplasme qui les entoure un certain territoire qui prend des caractères particuliers, et s'individualise ensuite en un corps cellulaire bien isolé. Les noyaux du blastème se divisent par étranglement. Ceux des spermatoblastes individualisés présentent, au contraire, du moins chez l'écrevisse, le *Kernspindel* caractéristique de la division indirecte. La multiplication des spermatoblastes aboutit à former des cellules plus petites qui se transforment en spermatozoïdes.

Il figure aussi un corpuscule albuminoïde ou *Nebenkörper* dans les cellules-mères, à côté du noyau ; il incline à en rapporter l'origine au noyau chez l'*Astacus*.

L'auteur s'est demandé s'il existe une différence primitive, essentielle, entre l'épithélium non germinatif d'une part, et de l'autre, les éléments du blastème avec les spermatoblastes qui en dérivent. Il répond négativement à cette question, se basant sur ce fait que, dans une très jeune écrevisse, il a observé des acinis tapissés par une seule couche de cellules ressemblant au blastème de remplacement, et se continuant avec l'épithélium de la queue, ou partie déférente de la glande.

Herrmann (1) ne traite pas longuement de la premiére étape chez les crustacés décapodes. Il se borne à dire : « Que les ovules mâles contenus dans « les tubes testiculaires fournissent par voie de segmentation un certain « nombre de spermatoblastes, dont chacun donnera naissance à un spermatozoïde. » Il ne dit pas si chaque ovule mâle en se divisant donne directement naissance à deux spermotoblastes, ou bien si la naissance de ces derniers est précédée de la formation d'une série de cellules-mères intermédiaires.

Nussbaum (2) ne s'est occupé que de l'*Astacus*. Il y a observé la division indirecte des cellules-mères. Nous ne le suivrons pas dans la description qu'il donne de la caryocinèse. On peut voir dans le mémoire de J. B. Carnoy la critique détaillée de ses observations (3).

Comme Grobben, Nussbaum a vu le corpuscule albuminoïde, ou *Nebenkörper* des cellules-mères, et il en rapporte aussi l'origine au noyau. Nussbaum dit que ce corps disparaît pendant la formation du fuseau nucléaire, ce qui est inexact, car on le retrouve à toutes les étapes de la caryocinèse (4).

D'après Sabatier (5), chez les décapodes et notamment chez l'*Astacus*, les cellules-mères naissent de la « paroi conjonctive » des culs-de-sac testiculaires. Il a vu les noyaux aplatis de cette paroi subir la division directe. Les nouveaux noyaux ainsi formés, sont entourés d'une zone très mince de protoplasme qui s'épaissit progressivement. Telle serait l'origine des éléments que Sabatier appelle « protospermatoblastes. » Ces premières cellules-mères donnent naissance par *genèse directe* à des éléments que l'auteur appelle *deutospermatoblastes*.

Ceux-ci apparaissent dans le protoplasme, au voisinage du noyau, sous la forme de plusieurs grains réfringents, chromatinés, qui se fusionnent de manière à former plusieurs masses brillantes, se colorant vivement, et qui, un peu plus tard, subissent quelques segmentations directes.

Ces deutospermatoblastes grossissent et acquièrent un petit nucléole central très réfringent. Ce sont eux qui vont se transformer en spermatozoïdes; ils correspondent donc à nos cellules spermatiques. Mais, avant de

(1) Herrmann, C. R. de l'Acad. des Sc., 29 octobre 1883.

(2) Nussbaum. *Ueber die Veranderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung*, Arch. f. Mikr. Anat. 1884. Zweites Heft.

(3) La Cytodiérèse, etc.

(4) Ibid., p.

(5) C. R. de l'Acad. des Sc., 9 février 1885.

subir d'autres différentiations ils sont mis en liberté par suite de la désagrégation des protospermatoblastes qui les ont engendrés. Ceux-ci en effet s'atrophient; on en voit encore pendant un certain temps les noyaux perdus dans la masse des deutospermatoblastes qui remplit les culs-de-sac testiculaires, mais bientôt ces noyaux eux-mêmes disparaissent.

Sabatier fait remarquer que les auteurs qui l'ont précédé se sont mépris sur l'origine et la signification de l'élément qui forme le spermatozoïde chez les crustacés. On l'a pris en effet pour un élément cellulaire provenant d'une vraie segmentation des cellules-mères (Grobben, Nussbaum, Herrmann); tandis qu'il est « un corpuscule né par *genèse directe dans le protoplasme des spermatoblastes.* »

Deuxième étape.

Grobben (1) décrit les transformations de la cellule spermatique chez de nombreuses espèces.

Chez les squilles, une partie du contenu du noyau de la cellule spermatique s'amasse à l'un des pôles, le reste demeurant plein d'un liquide aqueux. Cette substance, localisée à l'un des pôles, est d'abord granuleuse, mais plus tard elle devient homogène et hyaline. C'est elle qui représente la tête du spermatozoïde; elle devient sphérique, et se place au milieu de la cellule. Le reste du noyau disparait; Grobben pense qu'il est résorbé par la tête.

Ainsi, chez les stomatopodes, c'est bien au contenu du noyau que ce savant attribue la formation de la tête. Il décrit des phénomènes analogues chez les carides, où il prend comme exemple le *Palemon rectirostris.* Comme dans les squilles, un espace vide apparait dans le noyau, et bientôt il ne reste plus de ce dernier que la partie solide de son contenu; cette portion s'aplatit et devient la tête. Entretemps, le protoplasme édifie un prolongement rigide, inséré au centre du disque un peu renflé qui représente alors la cellule spermatique.

Chez les pagurides, les choses se passent différemment. La partie correspondant à la tête ne dérive plus du noyau, mais bien d'un corpuscule brillant qui apparaît dans le protoplasme. Le carmin colore vivement ce Nebenkern. Grobben ne dit pas explicitement que le noyau disparait chez les pagurides, mais cela découle à la fois de son texte et de ses figures (2). Le protoplasme de la cellule forme les rayons du spermatozoïde, ainsi qu'une

(1) Grobben. Loc. cit..

(2) Ibid. Taf. III, fig. 57 à 60.

pièce cylindrique, rattachée à la face inférieure de la tête, et qu'il appelle *Mittelzapfen*. Dès lors, pour lui, la tête ne dérive pas du noyau et le *Mittelzapfen* n'est pas le noyau non plus : ce dernier aurait donc disparu.

Les galathées et les brachyures lui ont offert des processus semblables.

Chez l'*Astacus fluviatilis*, il se forme, à côté du noyau aplati, une vacuole qui s'accroît beaucoup. Au point où la vacuole avoisine le noyau, il apparaît sur sa paroi une petite protubérance brillante, qui est probablement l'analogue du Nebenkern, car elle se colore par le carmin. Cette protubérance fait d'abord saillie dans la cavité de la vacuole; ensuite elle s'aplatit, s'étend au dessus d'elle, et finit par l'entourer en formant deux épaississements sur ses faces latérales (1). Pendant ce temps le noyau disparait. La vacuole et son recouvrement dérivant de la protubérance brillante subissent encore des modifications; le protoplasme émet des prolongements qui deviennent les rayons, et le spermatozoïde revêt ainsi sa forme définitive.

Nous réservons à plus tard la critique de ces détails. Pour le moment nous nous bornerons à faire une remarque. GROBBEN a déclaré, au début de son étude, qu'il appellerait toujours *tête* (Samenkopf) la partie du spermatozoïde qui dérive du noyau (2). En cela nous sommes complètement d'accord avec lui : si l'on tient à conserver le terme *tête du spermatozoïde*, sans aucun doute c'est au noyau qu'il faut l'appliquer. Néanmoins après avoir fait cette déclaration, il rapporte la formation de la tête, non plus au noyau, mais, comme nous l'avons dit, à un corps brillant qui apparaît à côté du noyau, chez le *Paguristes maculatus*, l'*Eupagurus Prideauxii*, la *Galathæa squamifera* et les brachyures, ainsi que chez l'*Astacus*, où il dit positivement que le noyau disparait (3). Il est bien vrai qu'il admet que ce corps brillant, attirant le carmin, résorbe le noyau, et finit par contenir toute la substance de ce dernier. Mais ce n'est là, de sa part, qu'une simple hypothèse. Il n'en reste pas moins établi par sa description que la tête dérive, dans les animaux précités, d'un « *Nebenkern* »; en outre la portion qui contient le noyau pourrait se transformer en une autre partie du spermatozoïde, à laquelle il applique le terme « *Mittelzapfen*. »

D'après HERRMANN (4) la formation du spermatozoïde débute par l'appa-

(1) GROBBEN : loc. cit., Taf. III, FIG. 20 à 29.

(2) Loc. cit., p. 24. « Ich werde dabei stetz die Bezeichnung » Samenkopf « nur für den aus dem Kerne der Samenzelle hervorgegangen Theil des Samenkörperchens verwenden. »

(3) Id. p. 39 : « Der Kern ist mit diesem stadium verschwunden, und nur ein heller Raum bezeichnet die Stelle, wo er lag. »

(4) C. R. de l'Acad. des Sc., 29 octobre, 1883.

rition dans le spermatoblaste, ou cellule spermatique, d'un nouveau nodule, à côté du noyau. Ce nodule se transforme en une vésicule transparente. Au pôle antinucléaire de cette vésicule se montre une excroissance de la paroi, faisant saillie dans la cavité sous la forme d'une éminence conique; peu après une autre éminence, revêtant l'aspect d'un bâtonnet, se développe au pôle nucléaire. Ces deux éminences marchent l'une vers l'autre, se rencontrent et constituent par leur fusion une colonne centrale dans l'axe de la vésicule céphalique. Cette colonne est creuse chez beaucoup de crustacés.

Après avoir esquissé les traits généraux du processus de la différentiation spermatique, l'auteur décrit les formes diverses que prennent la vésicule et la colonne chez un certain nombre de macroures et de brachyures. L'absence de figures nous empêche de le suivre dans ses descriptions. Disons seulement qu'il voit le noyau former, chez les brachyures, une calotte hémisphérique, enveloppant la vésicule de toutes parts, sauf sur sa face antérieure. Chez les macroures la vésicule ne s'enfonce pas dans le noyau.

Il signale ensuite la contraction progressive et la diminution de volume que subit la cellule spermatique en se différentiant. Cette remarque est juste; nous l'avons faite aussi, à propos des insectes, dans la première partie de ce mémoire.

Il s'occupe enfin des prolongements radiés des spermatozoïdes. Chez les brachyures et l'*Astacus* « *ces prolongements émanent du noyau du spermatoblaste.* »

Nussbaum (1) n'est pas du même avis que Grobben. Il pense que chez l'*Astacus* la tête dérive du noyau. D'après lui, Grobben a considéré comme tête un appendice de la tête, analogue à celui que les auteurs ont désigné sous le nom de *Kopfkappe*.

D'après Nussbaum, il apparaît, à côté du noyau, un corpuscule qui devient la *Kopfkappe*. Le noyau forme la partie située en dessous de cette production, et constituant la tête du spermatozoïde. Cette dernière se colore plus intensément que tout le reste de la cellule.

Relativement au sort du noyau, Nussbaum est donc plus près de la vérité que Grobben; mais, à d'autres points de vue, sa description est moins exacte. Ce qu'il appelle *Nebenkern*, Grobben l'appelle avec raison vacuole chez l'*Astacus*. Les figures ne laissent pas de doute à cet égard. Le Nebenkern, d'où dérive la *Kopfkappe*, c'est la vacuole qui, d'après Grobben forme la tête avec l'aide d'un petit Nebenkern apparaissant à sa périphérie.

(1) Nussbaum, loc. cit.

Les différentiations compliquées que subit le deutospermatoblaste, pour se transformer en spermatozoïde, sont décrites par SABATIER d'une manière très succincte. « Les deutospermatoblastes parvenus à leur volume maxi- « mum, constituent des éléments cellulaires à petit nucléole dans lesquels la « chromatine est à l'état diffus et où le noyau n'est pas encore différentié. Ils « subissent alors les modifications suivantes. Il se fait d'abord une conden- « sation qui constitue au centre un gros noyau. En même temps apparaissent « dans le protoplasme, au voisinage du noyau des grains très réfringents, très « chromatinés.... Le noyau devient plat et se décolore.... » Les grains chromatinés se portent surtout à l'un des pôles de la cellule, où ils se confondent en une masse homogène qui prend la forme d'une coupole. Le centre de la coupole s'amincit, et le noyau est poussé dans sa cavité; plus tard ce dernier s'atrophie et disparaît. Ensuite le centre de la coupole s'évanouit à son tour et ainsi se trouve formé un anneau. Une couronne de prolongements protoplasmiques complète le spermatozoïde.

Troisième étape.

GROBBEN a vu des spermatophores chez tous les décapodes qu'il a étudiés. Mais il faut remarquer qu'il appelle spermatophore la masse unique, de consistance gélatineuse plus ou moins ferme, qui remplit le canal déférent et contient les spermatozoïdes chez les carides, le homard, l'écrevisse, la langouste, aussi bien que les élégantes et nombreuses capsules qui se les partagent chez les pagurides et la plupart des brachyures. Sans attacher trop d'importance à une question de mots, nous trouvons cependant préférable de réserver le terme de spermatophore pour désigner ces dernières productions. Le filament élastique qui renferme les spermatozoïdes chez le homard et ses pareils, n'est pas autre chose que le plasma spermatique devenu solide, et, bien qu'il présente à sa périphérie une couche légèrement différentiée, il ne constitue pas cependant une formation particulière douée de caractères morphologiques bien nets.

GROBBEN comprend de la manière suivante la formation des spermatophores proprement dits. La masse des spermatozoïdes qui sort des testicules s'entoure d'une membrane avant d'entrer dans la portion étroite et spiralée du canal déférent. Arrivée dans cette portion, elle se trouve divisée en petites masses sphéroïdales. Celles-ci, au sortir de la spirale, possèdent déjà une partie basale, formée par une sécrétion spéciale qui s'attache à elles. Ainsi, les spermatophores se formeraient tout en cheminant dans le canal déférent.

GROBBEN figure quelques spermatophores dans les genres *Eupagurus*, *Paguristes*, *Scyllarus*, *Porcellana* et *Galathœa*.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les trois étapes présentent, chez les décapodes, des caractères tout particuliers qui sont loin d'en rendre l'étude aisée. Aussi n'est-ce pas sans appréhension que nous abordons ce chapitre.

Essayer de faire mieux que ses devanciers est un but toujours louable, mais souvent difficile à réaliser. Si nous pouvons espérer de l'avoir atteint, en quelque mesure, dans cette partie difficile de notre mémoire, nous le devons avant tout à la marche comparée ne nos recherches et à l'emploi de procédés peut-être plus délicats, plus cytologiques, s'il nous est permis de donner cette forme à notre pensée, que ceux de nos prédécesseurs.

Nos observations ont porté sur beaucoup d'espèces. Elles nous ont valu l'acquisition d'un grand nombre de faits nouveaux et intéressants, reproduits dans de nombreuses figures, FIG. **414** à **672**.

Nos méthodes ont été diverses.

Rappelons ici que l'étude des objets frais ou légèrement fixés et colorés par le vert de méthyle acide est pratiquée de longue date à l'institut cytologique de Louvain, comme étant, à l'heure qu'il est, la meilleure des méthodes d'observation; du reste, depuis la publication de la *Biologie cellulaire* de J. B. CARNOY, cette méthode trouve à l'étranger des partisans de plus en plus nombreux.

On peut s'assurer, en l'appliquant directement sous le microscope, qu'elle ne produit, en général, aucune altération dans les cellules. Celles-ci y sont prises sur le vif; la seule modification qui s'y manifeste est la coloration exclusive de l'élément nucléinien.

C'est assez dire que nous l'avons employée constamment dans cette partie de notre travail : l'étrangeté des objets, leur extrême délicatesse, la nécessité de contrôler les descriptions vagues et contradictoires des auteurs nous l'imposaient naturellement. Néanmoins nous avons eu recours aussi à d'autres méthodes; les difficultés particulières que nous éprouvions à chaque pas nous engageaient à varier nos procédés.

Ainsi, dans certaines circonstances, nous avons appliqué la méthode de BABÈS (surcoloration par la safranine et décoloration mesurée), mais sans en retirer d'avantage particulier.

Le carmin aluné, surtout celui de CZOCKORS, nous a servi quelquefois dans l'étude d'objets déjà traités par le vert de méthyle.

La méthode à l'acide sulfureux nous a rendu ici les mêmes services que chez les édriophthalmes.

En outre nous avons tenu, dans certains cas, à reproduire exactement les méthodes de nos prédécesseurs. Nos expériences nous ont démontré l'impossibilité d'arriver à des résultats certains et complets en utilisant ces méthodes : la chose serait déjà difficile chez les animaux où la spermatogénèse est plus simple, tels que les insectes, mais elle devient absolument impossible chez les crustacés.

Ces essais ont été utiles à un autre point de vue; ils nous ont révélé la cause des divergences qui existent entre certaines opinions de nos prédécesseurs et les nôtres. Cette cause réside principalement dans l'imperfection de leurs procédés, qui altèrent les objets délicats et ne donnent que des indications confuses, comme nous aurons l'occasion d'en fournir la preuve.

La comparaison des phénomènes qui se déroulent pendant les trois étapes de la spermatogénèse, chez les nombreuses espèces qui ont été soumises à nos recherches, nous amène à diviser les décapodes en deux groupes : le premier comprend la plupart des espèces, excepté celles des carides; le second se compose des carides seuls. La spermatogénèse de ces derniers diffère suffisamment de celle des autres décapodes pour qu'il soit utile de la décrire séparément.

Avant de nous engager dans l'étude des détails, nous avons jugé nécessaire de faire connaître la manière dont nous concevons la marche générale des trois étapes. Nous résumerons d'abord, dans quelques propositions succinctes, les faits que nous considérons comme fondamentaux et d'une existence générale; nous reprendrons ensuite, l'étude détaillée de chacun de ces traits généraux, pour en montrer l'extrême variation.

Premier groupe.

Parmi les nombreuses espèces de ce groupe, nous choisissons comme types celles qui nous paraissent les plus intéressantes, et qui nous sont le mieux connues; ce sont les suivantes :

Astacus fluviatilis; Homarus vulgaris; Pagurus callidus; Pagurus striatus; Eupagurus Prideauxii; Clibanarius misanthropus; Paguristes maculatus; Galathea strigosa; Maja verrucosa; Xantho rivulosus; Carcinus mænas; Inachus scorpio; Stenorhynchus phalangium; Acanthonyx lunulatus; Dromia vulgaris; Dorippe lanata; Ethusa mascarone.

Première étape.

1. La cavité de la partie productrice de l'organe mâle ne renferme, à une certaine période, qu'une masse de protoplasme indivise, véritable plasmodium contenant de nombreux noyaux.

2. Ces noyaux présentent, en général, un élément nucléinien apparemment fragmenté.

3. Ils se multiplient par sténose, pendant une grande partie de l'année, sans qu'aucun phénomène de diérèse ne se produise dans le protoplasme qui les contient.

4. Mais, à un moment donné, celui-ci entre à son tour en mouvement et s'individualise autour d'un certain nombre de ces noyaux : ainsi naissent les métrocytes de première grandeur, d'où vont dériver tous les éléments spermatiques destinés à la prochaine saison de reproduction.

5. Les noyaux de ces premières métrocytes reconstituent tôt ou tard leur élément nucléinien à l'état filamenteux; lorsque cette modification tarde à se produire, ils peuvent encore se diviser par sténose.

6. Après la réformation du filament nucléinien, la caryocinèse apparaît. Ce phénomène coïncide avec les débuts d'une période de prolifération active des métrocytes issues du plasmodium.

7. La segmentation binaire seule se produit dans la multiplication de ces métrocytes.

8. Ce mode de division donne naissance à des cellules de plus en plus petites. Les cellules spermatiques sont donc, après les spermatozoïdes, les plus petits éléments du testicule.

Deuxième étape.

A. Modifications qui intéressent le protoplasme de la cellule spermatique.

1. Il apparaît dans le protoplasme de la cellule spermatique une vacuole particulière qui se transforme en une vésicule hyaline.

2. Les particularités que présente le développement de cette vacuole sont très variables d'une espèce à l'autre.

On y constate souvent :

La perforation apicale de sa paroi;

La transformation consécutive de la vésicule en une coupe;

La formation d'une vésicule secondaire par dédoublement de la paroi en deux lames dont l'externe seule se dilate;

L'apparition d'une tigelle au centre de la paroi inférieure de la vésicule.

3. Outre la vacuole et les dérivés de ses parois, le protoplasme organise souvent des prolongements radiés dont la forme, le nombre et la disposition sont variables. Le cytoplasme est employé dans sa totalité à l'édification de toutes les parties qui demeurent incolores dans le vert de méthyle.

B. Modifications du noyau.

Ces modifications comprennent :

1. Un changement de forme. De sphéroïdal qu'il était généralement, il passe à des formes particulières très variables, par exemple à celle d'un disque, d'une lentille concavo-convexe, d'une tige plus ou moins grêle, etc.

2. Une modification de son contenu, qui se manifeste extérieurement par l'avidité du noyau entier pour le vert de méthyle et les autres matières colorantes; les corps nucléiniens figurés deviennent dès lors moins apparents et finissent par disparaître; le noyau tout entier prend ainsi un aspect homogène.

Troisième étape.

Certaines espèces organisent des spermatophores, d'autres n'en produisent pas.

Les spermatophores sont de deux espèces :

1° Dans la généralité des brachyures, ce sont des capsules sphéroidales et libres.

2° Chez les macroures, ce sont habituellement des capsules munies d'un pédicule reposant sur une plaque basale; celle-ci est appliquée à la paroi du canal déférent.

Tels sont les principaux résultats de nos investigations. Le lecteur en trouvera le détail dans les pages suivantes. Nous avons jugé utile d'y joindre certaines remarques et certains rapprochements, propres à fixer la valeur des faits, et à leur donner une interprétation plus scientifique.

Première étape.

1. *La cavité de l'organe mâle contient à un moment donné une masse de protoplasme indivise, véritable plasmodium renfermant de nombreux noyaux.*

La présence de ce plasmodium se constate le mieux sur des coupes. Les FIG. **415** à **419**, **590**, **606** et **607**, représentant des sections microtomiques pratiquées dans les acinis testiculaires de l'*Astacus fluviatilis*, du *Maja verrucosa* et du *Xantho rivulosus*, en démontrent toutes l'existence.

Ce plasmodium se remarque déjà dans les FIG. **414** et **415**, qui appartiennent respectivement à des *Astacus* sacrifiés le 1er juillet et le 3 août. On y reconnaît le protoplasme et les noyaux plasmodiques blottis contre la membrane propre de l'acini, en dessous des métrocytes. Mais ce protoplasme est surtout abondant et ces noyaux nombreux et gros dans la FIG. **416**, qui reproduit l'aspect général des nombreuses coupes faites au commencement de décembre.

Voilà les faits.

Mais des doutes pourraient naître dans l'esprit du lecteur au sujet de leur réalité. Qui ne sait combien il est parfois difficile de délimiter, sur une coupe microtomique, certaines cellules délicates, disposées en massifs serrés? D'autre part, les histologistes n'ignorent pas que l'action de l'eau, celle des solutions alcalines ou salines, les fixations insuffisantes et surtout le montage des préparations dans les milieux résineux sont autant de causes qui peuvent amener la fusion au moins apparente des cellules.

. Nous n'avons rien négligé pour nous mettre en garde contre ces causes d'altération et d'erreur.

L'extirpation du testicule a toujours été pratiquée à sec; nous avons proscrit l'usage des sérums et des solutions de chlorure sodique ou calcique.

Quant à la fixation, elle a toujours été énergique. Nous avons utilisé surtout la solution mercurique indiquée dans la première partie, p. 57. Nous nous sommes servi également des solutions à base de tannin, d'alun et d'autres styptiques; mais c'est toujours la liqueur mercurique qui nous a donné les meilleurs résultats.

L'inclusion dans le baume de canada et les autres milieux très réfringents a été écartée.

D'ailleurs, ni l'imprégnation des pièces, préalablement lavées à l'eau distillée, par le nitrate d'argent, ni le traitement au chlorure d'or, n'ont jamais fait apparaître de limites cellulaires dans la couche parsemée de noyaux, qui tapisse la face interne des acinis.

En dissociant les acinis on n'obtient que des lambeaux informes de protoplasme, entourant les noyaux plasmodiques; ce résultat est comforme à ceux qui sont fournis par les coupes.

L'existence normale d'un plasmodium n'est donc pas douteuse pour nous. Nos observations, sur ce point, confirment la manière de voir de GROBBEN; notre plasmodium représente en effet son blastème de remplacement (*Ersatzkeim*).

REMARQUES.

1. Bien qu'il soit généralement admis que la reproduction chez l'*Astacus* se fait en septembre, nous avons cependant rencontré des métrocytes en division jusque vers le 15 octobre, et des cellules spermatiques en différentiation jusqu'au commencement de novembre. Après cette époque, nous avons encore vu constamment les acinis plus ou moins remplis de spermatozoïdes achevés. Ce n'est qu'à la fin de décembre que nous avons commencé à les trouver vides, et à y observer des spermatozoïdes en dégénérescence, FIG. **417** *spd*.

Mais, à partir de novembre, les acinis ne contiennent en général plus une seule métrocyte, plus une seule cellule individualisée, abstraction faite des spermatozoïdes qui peuvent encore y trainer. Leur paroi se montre, dès ce moment, tapissée d'une couche de plasmodium fort riche en noyaux de dimensions variables, et qui se multiplient activement par sténose. Cet état des acinis est représenté dans la FIG. **416**, dont la lumière est encore remplie de spermatozoïdes.

2. Sur l'origine première de ce plasmodium nous manquons d'observations personnelles. Mais GROBBEN (1) a trouvé dans un individu très jeune les acinis constitués par une simple couche de cellules tapissant la membrane propre, et dépourvus par conséquent de plasmodium; celui-ci dériverait de la fusion de ces cellules primitives.

Nous avons beaucoup regretté de ne pouvoir nous procurer en temps convenable de jeunes écrevisses, à l'effet de renouveler l'observation de GROBBEN, peu sujette à caution du reste, mais qui n'est malheureusement accompagnée d'aucun détail. Si le plasmodium résultait de la fusion des cellules qui, dans la figure de GROBBEN, occupent sa place, rien ne séparerait plus cette production des vrais plasmodiums des myxomycètes. D'un autre côté, ce fait serait à rapprocher de la fusion que nous avons signalée entre les cellules pariétales et les cellules spermatiques de l'*Asellus*.

Il est un autre fait qui plaide encore en faveur de cette origine du plasmodium : c'est sa continuité, vers le bas des tubes testiculaires ou vers la

(1) GROBBEN. Loc. cit., Taf. V. FIG. 9.

queue des acinis, avec la couche épithéliale qui tapisse la portion déférente et inactive de l'organe mâle.

Nous reprendrons sous peu nos recherches, en vue d'élucider ce point qui n'est pas dépourvu d'intérêt cytologique.

2. *Ces noyaux présentent généralement un élément nucléinien apparemment fragmenté.*

Ce fait se constate dans toutes celles de nos figures qui montrent le plasmodium. Mais la FIG. **420**, qui représente sous un fort grossissement (1/12, 4) un des plus volumineux noyaux, est destinée à en donner une idée plus précise. On y voit, plongés dans le caryoplasma, des corpuscules nucléiniens à contours irréguliers et se colorant intensément par le vert de méthyle. La constatation de cette disposition suffit à établir notre thèse.

REMARQUE.

Après avoir noté cette apparence on peut se demander quelle est la signification de ces corpuscules nucléiniens.

Si la disposition filamenteuse doit être regardée comme la forme typique de l'élément nucléinien (1), ainsi que cela parait se démontrer de plus en plus, il est probable que ces fragments dérivent, en dernière analyse, de la segmentation du filament nucléinien des cellules-mères qui ont vécu avant la formation du plasmodium. On sait en effet que le filament nucléinien se fragmente souvent, et que bien des nucléoles nucléiniens, ceux de certains œufs par exemple, empruntent leur origine à la scission du boyau primitif (2).

C'est probablement à un phénomène semblable qu'est due la formation des fragments nucléiniens de nos noyaux plasmodiques.

Toutefois, l'existence de tronçons séparés n'est pas de toute évidence, car, dans beaucoup de noyaux du moins, l'abondance du caryoplasma gêne l'observation et l'on conserve un doute au sujet de la scission du filament.

J. B. CARNOY a signalé plusieurs exemples d'une simple fragmentation interne, c'est-à-dire du contenu du boyau nucléinien (3). Les portions nucléiniennes dans ce cas demeurent reliées par des portions incolores, également limitées par la gaîne plastinienne du filament primitif. Ces portions intermédiaires ne sont pas faciles à distinguer. De plus, elles peuvent s'étirer et s'amincir à divers degrés. Aussi conçoit-on qu'elles puissent se trouver

(1) Voir J. B. CARNOY, *Biologie cellulaire*, p. 212, etc.

(2) Id., p. 221 et sqq. — *La Cytodiérèse de l'œuf*, plus haut, p. 11.

(3) Id., p. 231, fig 90. — *La Cytodiérèse chez les arthropodes*, p. 199, 203, etc.

complètement masquées par le caryoplasma; d'autant plus que ce caryoplasma est très dense dans les noyaux plasmodiques des crustacés. Dans le but d'élucider ce point, c'est-à-dire de constater l'indépendance ou l'union, nous avons fait subir à ces noyaux des réactions diverses. L'action des bases, la potasse au 1/100 et le cyanure de potassium, qui gonflent la nucléine avant de la dissoudre, ne nous ont fourni aucune indication à ce sujet.

D'autre part, la digestion du caryoplasma par les solutions de ferments n'a pas davantage décidé la question. En effet, les cordons incolores qu'elle laisse subsister entre les divers fragments nucléiniens ne diffèrent pas des plus grosses trabécules du réticulum caryoplasmatique.

Un autre agent très énergique, l'acide fluorhydrique, dont nous étudions encore l'action en ce moment, produit sur les blocs nucléiniens un effet inattendu. Que l'on expose une préparation du testicule dissocié aux vapeurs de cet acide pendant une minute, qu'on la monte ensuite dans la solution de Ripart et Petit ou dans la solution glycérinée (1), et l'on trouvera ces corps bien changés : de fragments solides et plus ou moins anguleux qu'ils étaient dans leur état naturel, ils ont passé à la forme de vésicules sphériques, ovoïdes ou irrégulières, présentant un centre vide, fig. **421** à **425**. A côté de ces vésicules se voient ordinairement des granules et des tronçons de filaments nucléiniens. Très souvent aussi les vésicules sont brisées et présentent alors l'aspect d'un anneau ouvert, fig. **422** et **423**. Leur volume est très variable, comme du reste celui des blocs nucléiniens intacts. Mais il nous semble que l'acide y produit toujours un certain gonflement. Les vésicules de la fig. **423** par exemple, dépassent en grandeur les plus volumineux corps nucléiniens que l'on puisse remarquer dans les noyaux frais, ou fixés par les vapeurs d'acide osmique. Il arrive que toutes les vésicules accolées se soudent et paraissent former un réticulum à larges mailles, fig. **424**. Par quel mécanisme les vapeurs d'acide fluorhydrique produisent-elles ces changements? Une partie de la nucléine est-elle dissoute, ou bien la production du vide interne est-elle due à une autre cause?

Est-ce que, par exemple, chaque bloc nucléinien, au lieu d'être un simple segment court et gros du filament primitif, n'est pas plutôt un peloton serré, formé par la division de ce filament en petites portions enroulées que l'action de l'acide déroulerait plus ou moins? La forme irrégulière de ces

(1) Voir plus haut, *Méthode*.

blocs et leur structure interne qui, *à l'état naturel, n'est pas homogène*, ne font qu'autoriser cette hypothèse.

Quoi qu'il en soit, loin de rendre évidente l'union de ces blocs, l'action de l'acide fluorhydrique ne fait qu'accentuer leur isolement individuel, FIG. **423**.

Mais arrêtons-nous ici, car il suffit, dans un mémoire spécial, de signaler les particularités qui n'ont pas de rapport direct avec le sujet traité et dont l'étude est du domaine de la cytologie générale. Nous devons seulement constater *l'apparence fragmentée persistante* de l'élément nucléinien dans les noyaux plasmodiques. Cette apparence se retrouve dans d'autres espèces de noyaux. Des recherches dans ce sens se poursuivent à l'institut cytologique.

3. *Ils se multiplient par sténose, pendant une grande partie de l'année, sans qu'aucun phénomène de diérèse ne se produise dans le protoplasme qui les contient.*

Trois faits nous conduisent à cette conclusion, ce sont :

a) L'augmentation du nombre des noyaux plasmodiques ;

b) L'absence de caryocinèses,

c) Et la présence de nombreux noyaux étranglés.

a) Le premier fait se constate aisément. Il suffit, pour acquérir la certitude à son sujet, d'étudier la constitution du testicule pendant une période de deux ou trois mois, de préférence de septembre à décembre chez l'*Astacus fluviatilis*, et un peu plus tôt chez les autres décapodes, surtout chez les espèces méditerranéennes.

Les FIG. **414**, **415** et **416** font voir la richesse moyenne des acinis en noyaux plasmodiques, chez l'*Astacus fluviatilis*, respectivement aux mois de juillet, d'août et de décembre.

b) Que la caryocinèse ne se produise pas dans les noyaux plasmodiques, c'est ce que nous a démontré une série d'observations assez longue pour ne pas nous laisser de doute à cet égard. Pas une seule figure caryocinétique ne s'est offerte à nos regards, au sein du plasmodium, dans aucune des nombreuses espèces qui ont fait l'objet de nos recherches.

c) Enfin la présence habituelle, surtout de septembre à décembre, de tous les stades imaginables de la sténose nucléaire dans le plasmodium suffirait déjà à elle seule pour justifier notre assertion. Tous les intermédiaires s'observent entre le simple sillon, à peine indiqué à la surface du noyau, jusqu'au profond étranglement qui le divise en deux moitiés presque entièrement séparées. Nos figures en offrent de nombreux exemples.

Nous avons dit que le plasmodium demeure longtemps sans se diviser, pendant que ses noyaux se multiplient; en effet le nombre des noyaux qu'il renferme augmente progressivement d'une manière notable.

4. *Mais, à un moment donné, le protoplasme entre à son tour en mouvement et s'individualise autour d'un certain nombre de noyaux.*

Telle est l'origine des métrocytes de première grandeur d'où vont dériver tous les éléments spermatiques destinés à la prochaine saison de reproduction.

La formation de cellules aux dépens du plasmodium se voit dans les FIG. **417** et **418** de l'*Astacus*, **606** et **607** du *Xantho*. On y remarque quelques cellules qui évidemment viennent de se découper dans la masse commune. Les deux figures d'*Astacus* ont été prises à la fin de décembre, FIG. **417**, ou au commencement de janvier, FIG. **418**.

A côté des cellules déjà formées, on remarque dans les deux acinis de l'*Astacus* des plages entières encore recouvertes de la masse plasmodique indivise. Ce stade ne représente en effet que le début du phénomène. En avril on trouve des acinis contenant un plus grand nombre de cellules disposées en une seule couche ininterrompue, et présentant déjà en coupe l'aspect de la FIG. **414**, prise le 1r juillet.

Nous voilà donc revenus à la période à laquelle nous avons déjà signalé plus haut *la présence du plasmodium*. C'est assez dire que tous les noyaux du plasmodium ne s'entourent pas de protoplasme pour constituer des métrocytes. Un certain nombre d'entre eux demeurent inclus dans la masse plasmodique, fortement diminuée sans doute, mais qui persiste toujours entre la membrane propre de l'acini et les cellules qui viennent de naître.

De janvier à juin, la masse plasmodique diminue donc, et les noyaux qu'elle contient deviennent plus rares. Mais, d'autre part, les métrocytes deviennent de plus en plus nombreuses. La comparaison des FIG. **416** (décembre), **414** (premier juillet), suffirait à la rigueur pour prouver ces faits. Nous y ajoutons par surcroît les FIG. **417** et **418**, prises pendant l'hiver entre ces deux époques, et dans lesquelles le phénomène de la plasmodiérèse est, pour ainsi dire, surpris en flagrant délit au sein du plasmodium.

Les cellules ainsi formées sont les premières métrocytes de l'année. Elles vont s'accroitre notablement, ainsi que le montre la FIG. **414**, dessinée en juillet, puis se diviser pour donner naissance à d'autres générations de métrocytes. La sténose des noyaux du plasmodium a donc pour but la formation des métrocytes de première grandeur.

REMARQUE.

Sur l'origine des métrocytes nous sommes d'accord avec GROBBEN (1). Cet auteur les fait dériver comme nous de la couche indivise qu'il appelle blastème de remplacement.

Quant à l'opinion de SABATIER qui rapporte leur origine aux cellules de la membrane propre du testicule, elle n'est évidemment pas soutenable. Si ces » cellules conjonctives « se divisent, ce phénomène ne peut avoir de rapport qu'avec l'agrandissement de l'organe entier, et nullement avec la genèse des éléments spermatiques. Cet auteur ne s'est du reste pas attaché spécialement à rechercher l'origine des premières métrocytes. Pas plus que HALLEZ, il n'a observé le plasmodium qui leur donne naissance.

5. *Les noyaux de ces premières métrocytes reconstituent tôt ou tard leur élément nucléinien à l'état filamenteux bien évident. Si cette modifications tarde à se produire, ils peuvent encore se multiplier par sténose.*

Ce changement dans la constitution de l'élément nucléinien se manifeste dès le mois de janvier dans certains noyaux, mais c'est plus tard qu'il se produit activement. Il n'est point difficile de distinguer les noyaux qui en sont le siège. En effet, la différence d'aspect entre les noyaux à nucléine fragmentée et ceux qui renferment cet élément à l'état filamenteux, frappe à première vue.

Il est moins facile de suivre pas à pas les modifications qui font passer l'élément nucléinien de son état primitif à sa constitution nouvelle. Les difficultés de cette observation sont liées à l'ignorance dans laquelle nous sommes de la véritable signification et de la constitution des fragments nucléiniens.

Nous avons cependant rencontré en abondance divers stades intermédiaires du phénomène. Les FIG. **426** et **427** en représentent deux qui sont tout à fait caractéristiques.

Dans la première, on voit très nettement que certains fragments sont réunis par des cordons plus minces et souvent incolores. De plus, certains de ces fragments sont effilés à leurs deux extrémités.

La seconde, FIG. **427**, offre un stade ultérieur du phénomène. Bientôt, à côté de fragments semblables unis entre eux, on trouvera des tronçons assez longs et présentant le même aspect que le filament pelotonné des cellules plus avancées, dont la FIG. **428** offre un exemple.

(1) GROBBEN : loc. cit.

Qu'elle est la signification de ces trabécules incolores qui unissent les fragments colorés? Représentent-elles des portions étirées de la gaîne plastinienne du filament primitif, qui dès maintenant se fortifient et tendent à reprendre un calibre plus fort; ou bien sont-elles plutôt de simples cordons plastiniens; appartenant au réticulum du caryoplasma, qui vont réunir tous les fragments, se creuser et former la gaîne plastinienne du filament reconstitué? Ces questions nous ne pouvons les résoudre. Nous les croyons d'une étude fort délicate et difficile, aussi bien que celle des modifications qui se produisent dans l'intérieur des fragments pour reconstituer le filament. Du reste, si intéressantes qu'elles soient au point de vue cytologique, elles ont avec notre sujet trop peu de rapports directs, pour qu'il nous soit permis d'y insister d'avantage.

A la rigueur, il eût suffi à notre thèse de montrer simplement au lecteur des *noyaux à filament* parmi les cellules qui, dans leur jeune âge, ne renferment que des *fragments nucléiniens* irréguliers, a l'instar des noyaux plasmodiques eux mêmes. Nous y avons ajouté l'étude rapide de quelques stades intermédiaires entre ces deux états extrêmes.

Les FIG. **414***fl* et **419**, reproduisant les cellules dont nous avons étudié plus haut la genèse, montrent dans certaines d'entre elles l'élément nucléinien sous sa nouvelle forme; à côté de celles-ci, s'en trouvent d'autres où cet élément revêt encore sa structure fragmentée primitive, intacte ou plus ou moins modifiée. Ces mêmes détails se voient également dans toutes nos figures qui représentent des coupes du testicule.

Cette transformation de l'élément nucléinien suit de plus ou moins près la genèse des premières métrocytes aux dépens du plasmodium.

Il nous est arrivé, quoique rarement, de la voir précoce, au point de se produire déjà avant la division du protoplasme, dans certains noyaux du plasmodium. Le testicule dont un acini est représenté en coupe dans la FIG. **417** en renfermait plusieurs. Le plus souvent, elle est au contraire tardive; car les grandes métrocytes que contient le testicule en juillet, FIG. **414**, *fr*, très souvent renferment encore un noyau ne différant des noyaux plasmodiques que par son volume plus fort; la nucléine y est encore fragmentée.

Il n'est pas très rare d'observer dans les cellules de ce genre un noyau étranglé. De plus, nous en avons vus qui contenaient deux noyaux à nucléine fragmentée. Ces deux faits démontrent que la sténose peut encore se produire dans les noyaux plasmodiques, même après leur inclusion au sein des

métrocytes individualisées. Du reste la sténose paraît être le seul mode de division qui se produise dans les noyaux aussi longtemps que l'élément nucléinien y demeure fragmenté.

Mais, tôt ou tard, la nucléine reprend sa forme typique et les métrocytes de première grandeur possèdent toutes, à une certaine période de leur développement, les splendides noyaux que nous sommes efforcés de reproduire dans la FIG. **428** et que J. B. CARNOY a si bien étudiés surtout à l'état cinétique (1).

6. *Après la reformation du boyau nucléinien la caryocinèse apparaît. Ce phénomène coïncide avec les débuts d'une période de prolifération active des métrocytes issues du plasmodium.*

C'est en juillet surtout que s'observe la cinèse des métrocytes de première grandeur. Les particularités très intéressantes de ce phénomène ont été décrites et figurées l'an dernier par J. B. CARNOY(2); nous ne pouvons mieux faire que de renvoyer le lecteur à son mémoire.

Il arrive que cette première division se produit presque simultanément dans toutes les métrocytes d'un même acini.

Les cellules qui en naissent ne tardent pas à se diviser à leur tour, et leurs descendants font de même; car, jusqu'à la fin d'août, les figures caryocinétiques sont nombreuses.

Du reste, le grand nombre de cellules que contiennent les acinis vers cette époque indique assez qu'une grande activité diérétique a du y règner, depuis le moment où le filament nucléinien s'est reconstitué.

7. *La segmentation binaire s'observe seule dans les métrocytes des décapodes.*

C'est-à-dire que la plasmodiérèse y suit toujours la première division nucléaire. L'absence de cellules multinucléées démontre ce fait; cette absence est générale chez tous les décapodes que nous avons étudiés.

Les très rares cellules à quatre ou cinq noyaux, que l'on peut rencontrer çà et là parmi les métrocytes, constituent des anomalies.

Nous n'avons jamais observé d'autre mode de multiplication cellulaire dans les éléments spermatiques. Nous ne pouvons donc admettre l'existence de l'étrange processus de « genèse directe » qui, d'après SABATIER, donnerait naissance à certaines cellules qu'il appelle deutospermatoblastes. C'est à tort aussi, selon nous, que HALLEZ décrit dans ces cellules des phénomènes de formation endogène.

---

(1) J. B. CARNOY. *La Cytodiérèse chez les Arthropodes*, Revue *La Cellule*, p. 318, Pl. VII.
(2) Ibid.

8. *Ce mode de division donne naissance à des cellules de plus en plus petites. Les cellules spermatiques sont donc, après les spermatozoides, les plus petits éléments du testicule.*

A maintes reprises déjà nous avons eu l'occasion de signaler ce fait. Chez les décapodes, comme chez tous les autres animaux précédemment étudiés, l'accroissement individuel des cellules-filles est trop lent pour que ces éléments aient repris la taille de leur cellule-mère à l'instant où une nouvelle division les surprend.

Toutefois ces cellules se nourrissent et s'accroissent notablement entre chaque division. L'augmentation de leur masse globale le démontre à l'évidence; la cavité testiculaire, libre et béante, ou remplie de spermatozoïdes dégénérés pendant la période de repos relatif, se trouve, à la fin de la première étape, fort rétrécie, presqu'entièrement obstruée par les jeunes métrocytes et par les cellules spermatiques.

Les FIG. **429**, **430** et **431** représentent des cellules spermatiques jeunes.

REMARQUE.

Signalons encore ici une anomalie curieuse observée dans plusieurs autres groupes : l'inachèvement de la dernière segmentation. La FIG. **445** en est un exemple. La plasmodiérèse dans l'élément représenté ne s'est point faite. Il en est résulté que deux noyaux se trouvent enfermés dans une seule masse de protoplasme, qui subit les modifications ordinaires de la cellule spermatique normale. Si la division ne s'achève pas après coup, il s'en suivra la formation d'un spermatozoïde à deux noyaux, c'est-à-dire d'une sorte de monstre à deux têtes.

Ces observations ont porté principalement sur l'*Astacus fluviatilis*. Chez nul autre décapode, nous n'avons pu suivre les phénomènes de la première étape d'une manière aussi continue et pendant un temps aussi long que chez cet habitant de nos ruisseaux. Mais tous les stades que nous avons notés isolément chez les espèces les plus diverses, tant de la Méditerranée que de la mer du Nord, loin de s'écarter des processus que nous venons de décrire, nous ont toujours confirmé dans l'opinion que ces processus sont les mêmes partout, a part quelques différences de détails, telle que la disposition du massif plasmodique, etc., et cela aussi bien dans les testicules qui sont formés d'acinis que dans ceux qui sont tubulaires. Un exemple de ceux-ci nous est fourni par le *Maja verrucosa*, FIG. **590**. Chez ce brachyure, le plasmodium, à une époque déterminée de l'année, ne s'étale pas sur toute

la surface interne de la cavité testiculaire. Il constitue une bande longitudinale épaissie comme Grobben l'a déjà remarqué. Mais avec le temps cette bande s'étend; elle couvre une portion beaucoup plus grande de cette surface, et se rencontre le plus souvent sur toute la section transversale du tube. Le plasmodium est alors à l'apogée de son développement. Plus tard il donne naissance aux métrocytes, et par suite se réduit beaucoup. Dans la fig. **590**, le travail diérétique est près d'être achevé; beaucoup de métrocytes sont déjà découpées. Cependant les restes du plasmodium sont encore considérables. D'un côté, on le retrouve, sur cette coupe transversale, sous la forme d'une bande en croissant *rpl*. Cette portion semble constituer une réserve destinée à la saison de reproduction suivante. De l'autre côté, on reconnaît encore sa présence au niveau du massif de métrocytes, grâce aux noyaux plasmodiques à nucléine fragmentée qui s'aperçoivent entre ce massif et la membrane du tube; ces derniers restes sont faibles, surtout pendant la période de multiplication des métrocytes, mais ils se retrouvent cependant à toute saison. On voit encore dans cette figure des restes du plasmodium en dedans du massif de métrocytes, entre celles-ci et la colonne de spermatozoïdes formés, qui remplit la lumière du tube. Ce fait indique qu'ici la délimitation des métrocytes ne débute pas au bord interne de la couche plasmodique, comme chez l'*Astacus*, mais bien au sein même de cette couche. Nous ignorons du reste si cette couche interne continue à donner des métrocytes, ou bien si elle reste quiescente; toutefois cette dernière hypothèse nous paraît plus probable. Nous pensons que cette couche, refoulée toujours par la masse des métrocytes qui s'accroissent en se multipliant, se confondra, après le départ des spermatozoïdes, avec les autres restes du plasmodium; entretemps ceux-ci vont s'accroître comme nous l'avons dit plus haut.

Cette bande interne ne manque presque jamais.

Des observations analogues peuvent se faire dans le *Xantho rivulosus*, fig. **606** et **607**. Le stade représenté dans ces figures, en coupe transversale et en coupe longitudinale, est moins avancé que le précédent; la scission du plasmodium ne fait qu'y débuter.

Remarques sur les observations antérieures.

Grobben signale la présence du plasmodium, qu'il appelle *Ersatzkeim*, et en fait naître les premiers métrocytes. Il fait aussi la remarque très juste que la sténose seule s'observe dans les noyaux du plasmodium, tandis que dans les métrocytes la cinèse entre en vigueur. Nos observations

confirment donc dans ses grands traits sa description de la formation et de la multiplication des cellules-mères. Nous les avons seulement complétées par l'exposition des changements successifs que nous avons vu survenir dans les acinis testiculaires, en suivant leur développement pas à pas durant une année entière chez l'*Astacus fluviatilis*. De plus nous sommes entré dans l'étude de certains détails, ceux de la structure des noyaux et de ses modifications par exemple, que Grobben ne traite pas ou ne fait qu'effleurer.

En somme, l'étude des phénomènes appartenant à la première étape constitue la meilleure partie du travail de Grobben.

Les observations de Nussbaum, moins complètes relativement à l'origine des cellules-mères, sont pourtant d'accord avec celles de Grobben et les nôtres.

Celles de Herrmann sont encore plus succintes, en ce qui concerne la première étape; elles sont néammoins conformes à la réalité et appuient aussi notre manière de voir.

La description de Hallez, qui admet la formation de cellules multinucléées et par suite la division endogène, aussi bien que celle de Sabatier sont évidemment erronées. Le travail de Sabatier contient la description d'un mode des plus singuliers de « *genèse directe* » des deutospermatoblastes. Nous avons cherché vainement à reproduire les apparences trompeuses qui ont pu conduire l'auteur à des conclusions aussi peu en harmonie avec les données actuelles de la cytologie sur la genèse du noyau et de la cellule en général.

Il est assez étonnant que Grobben soit le seul qui ait fait mention du plasmodium périphérique.

Deuxième étape.

Le développement de la cellule spermatique présente, chez tous les décapodes étudiés par nous, les mêmes traits fondamentaux, excepté chez les carides.

Mais si l'on s'attache à étudier les détails de ce développement d'une manière comparée, on trouve au contraire que la plus grande variété règne dans ce groupe; en effet, à part un seul détail, la formation de la vacuole dont nous avons parlé dans notre résumé général et qui est caractéristique, tous les traits de la structure des spermatozoïdes sont fort variables d'une espèce à l'autre. Aussi serons-nous obligé d'en faire l'étude séparément dans les espèces que nous choisirons comme types.

Signalons ici l'avantage que nous avons retiré de la méthode des doubles colorations. L'application successive ou simultanée du vert de méthyle, de la safranine et du brun BISMARK nous a été fort utile dans l'étude de la deuxième étape, en nous permettant de distinguer plus facilement les dérivés du protoplasme des productions nucléiniennes.

Or, cette distinction est fondamentale; c'est le seul point important que présente l'étude de la deuxième étape, et c'est aussi celui sur lequel les auteurs sont le moins d'accord.

Pour éviter toute équivoque, nous n'emploierons jamais le terme *tête* du spermatozoïde. Cette dénomination s'applique fort mal au spermatozoïde de la plupart des décapodes. On doit d'ailleurs considérer la formation du spermatozoïde, aux dépens de la cellule spermatique, comme l'un des innombrables cas particuliers de la différentiation cellulaire. C'est pourquoi nous trouvons bien inutile de nous servir du mot *tête*. Nous en jugeons même l'usage nuisible, jusqu'à un certain point contraire à la précision scientifique et susceptible d'engendrer des malentendus entre les observateurs, surtout lorsque le spermatozoïde ne rappelle en rien la forme d'un être muni d'une tête (1).

Astacus fluviatilis.

Avant de commencer notre description, nous prions le lecteur de prendre connaissance des objets dont nous allons parler, en jetant les yeux sur les FIG. **429**, **430**, **444** et **449** de notre PL. XI.

La première, FIG. **429**, représente une cellule spermatique vue de face.

La seconde, FIG. **430**, reproduit la même cellule vue de profil. Une légère pression exercée sur le couvre-objets a suffi pour la placer dans cette deuxième position. La cellule spermatique de l'*Astacus* prend donc une forme aplatie, et son noyau, comme le montre encore la FIG. **431**, revêt aussi la forme d'un disque.

Les FIG. **444** et **449** représentent deux variétés de la forme adulte du spermatozoïde, c'est-à-dire du produit de la différentiation de la cellule précédemment figurée.

Cette forme de spermatozoïde est singulière. On n'y reconnaît plus

(1) Nous avons beaucoup regretté le léger cachet d'irrégularité que notre graveur a imprimé à la plupart des figures de la PL. XII, alors que tous les détails de la cellule spermatique en évolution et surtout ceux du spermatozoïde : tigelle, vésicule, coupe affectent au contraire une régularité et une élégance de forme tout à fait remarquables.

aucun caractère de la cellule spermatique. Il faut donc que cette cellule subisse dans toutes ses parties des modifications profondes. Celles-ci sont mises sous les yeux du lecteur dans les FIG. **431** à **440**, qui représentent quelques stades intermédiaires aux deux termes extrêmes sur lesquels nous venons d'attirer l'attention.

Nous étudierons séparément les modifications qui intéressent le protoplasme et celles qui ont pour siège le noyau.

Les premières aboutissent à la formation de toutes les parties du spermatozoïde, que le vert de méthyle laisse incolores, mais qui prennent dans la safranine et surtout dans le brun BISMARK une coloration assez intense.

Ces parties sont : 1° une vésicule à parois hyalines FIG. **444***v*, pouvant se transformer en une coupe FIG. **440** et **447**;

2° Un bouton *t* inséré au centre du fond de la vésicule, ou de la coupe. Nous le désignerons sous le nom de *tigelle*, terme qui s'applique bien à cette production dans la plupart des espèces;

3° Des prolongements radiés *p*.

Les modifications du noyau ont pour résultat de transformer cet élément en une sorte de coussinet supportant la vésicule de la coupe et la tigelle, et donnant insertion à la couronne de prolongements. Il se produit aussi des modifications dans sa constitution interne.

A. Modifications du protoplasme.

1° La vésicule ou la coupe.

Cette production dérive de la transformation d'une simple vacuole qui apparaît dans le cytoplasme.

C'est ce que démontrent nos FIG. **431** à **436**. Cette vacuole est encore très rudimentaire dans la FIG. **431**. Il arrive qu'au premier moment de sa formation on en observe deux ou plusieurs qui alors ne tardent pas à se fusionner pour n'en plus constituer qu'une seule.

Nous ne l'avons jamais vu débuter par l'apparition d'un corps solide qui se creuserait ensuite en se dilatant, comme le veut HERRMANN.

Son contenu présente l'aspect hyalin des vacuoles ordinaires. Il possède cependant une réfringence qui semble indiquer une certaine concentration du suc cellulaire qui le constitue. A la manière de beaucoup de vacuoles, il absorbe parfois le carmin et la safranine avec assez d'intensité pour prendre une teinte un peu plus vive que le protoplasme. La vacuole est limitée

par une mince membrane, provenant de la condensation du réticulum plasmatique, phénomène qui s'observe très souvent dans les vacuoles sans destination spéciale.

L'étude de son développement met en relief la signification particulière de cette vacuole. Suivons des yeux, sur les FIG. **431** à **436**, quelques phases de son évolution.

Nous remarquons tout d'abord qu'elle s'agrandit, et prend sans tarder un volume assez considérable pour modifier la forme extérieure de la cellule spermatique. Celle-ci devient bientôt sphérique, ou même plus ou moins ovoïde, en même temps qu'elle subit une notable augmentation de volume. Tout en se dilatant, la vacuole semble ronger le protoplasme qui l'entoure; il se réduit à vue d'œil. Il n'en reste déjà plus, dans la FIG. **432**, que deux petits amas refoulés vers le haut et une mince couche autour du noyau. Plus tard, on ne trouve dans toute la cellule la moindre trace de protoplasme non différentié. Celui-ci paraît donc se consommer par digestion progressive pendant le travail de différentiation qui s'opère. Peut-être aussi subit-il une condensation considérable, pour organiser la substance hyaline et résistante qui constitue à elle seule les parois de la vésicule ainsi que les prolongements radiés.

Si, d'un côté, la vacuole se dilate et si, de l'autre, le protoplasme disparaît, il est clair que la membranule de la vacuole, à un moment donné, rencontrera la membrane cellulaire. C'est ce qui a lieu effectivement. Bientôt en effet ces deux membranes cessent d'être distinctes; elles se sont donc accolées et soudées, de manière à former une membrane unique et en apparence homogène.

Tout le développement de la vésicule vacuolaire se réduit souvent à cette dilatation et à cette modification des parois. Il aboutit alors à la formation d'une vésicule qui revêt d'ordinaire la forme représentée par la FIG. **444**. Mais habituellement ce développement se complique légèrement: il s'établit une perforation au sommet de la vésicule.

La FIG. **435** montre ce pertuis à ses débuts : il n'est encore qu'un pore très étroit.

Il se retrouve parfois sous ces faibles dimensions dans le spermatozoïde mûr. Mais il peut s'élargir beaucoup et, le plus souvent, son diamètre finit par égaler celui de la vacuole elle-même. La vésicule se transforme ainsi en une coupe largement ouverte. Celle-ci, à la maturité du spermatozoïde, est plus ou moins évasée et plus ou moins profonde. Notons que l'endroit

où doit s'établir la perforation présente quelquefois un léger épaississement, FIG. **439**.

Considérons également les figures **449** et **450**. Ces figures, qui nous occuperont encore plus tard, nous montrent, aussi bien que la FIG. **439**, les parois protoplasmatiques de la vésicule extrêmement peu développées. C'est le noyau ici qui s'est bombé et déformé, de manière à constituer les parois de la vésicule. Le cytoplasme, très réduit, n'en constitue que le plafond. Cette variété de spermatozoïdes est assez commune et ne paraît pas constituer une véritable anomalie.

Comme on le remarquera, notre manière de voir, au sujet du développement de la vésicule, diffère entièrement de celle de NUSSBAUM qui regarde cette portion comme un simple corpuscule destiné à donner ce qu'il appelle la « Kopfkappe ». Il y a cependant quelque chose d'exact dans l'opinion de NUSSBAUM : c'est que la vacuole et ses produits sont les analogues de la portion achromatique qui surmonte le noyau du spermatozoïde des locustiens (1), et à laquelle le terme « Kopfkappe » a été appliqué. Elle est analogue aussi au segment procéphalique dont nous avons signalé l'existence chez-divers animaux (2).

REMARQUES.

Notons ici une particularité assez fréquente et qui, pour être accidentelle, n'en est pas moins curieuse; elle est reproduite par la FIG. **442**. L'énorme vésicule, portée par le spermatozoïde représenté dans cette figure, est occasionnée par la dilatation exagérée de la vacuole.

On voit cependant que la paroi de cette vacuole n'est pas intéressée tout entière dans cette dilatation excessive. A la base de la grande vésicule, on retrouve une petite chambre qui possède à peu près la même grandeur et la même forme que la vésicule perforée de la FIG. **435**. La paroi de la grande vésicule rencontre en bas celle de cette chambre normale, et se confond avec elle. Celle-ci paraît ainsi s'être clivée en deux feuillets dont l'un, interne, s'est perforé et a conservé sa forme et ses dimensions; et dont l'autre, externe, ne s'est pas perforé, mais a cédé à une pression interne qui l'a violemment distendu. La structure de ce spermatozoïde monstrueux est de nature à compléter nos connaissances au sujet de l'évolution normale de la vacuole.

---

(1) *Spermatogénèse des arthropodes*, p. 109.

(2) Idem. p. 69, 123, etc.

a) L'existence des deux feuillets que nous venons venons de mentionner nous semble fournir une indication sur le mode de formation de la membrane vacuolaire.

On pourrait admettre, il est vrai, que ces deux feuillets résultent d'un simple phénomène de clivage, tel que peuvent en subir tant de membranes cellulaires. Mais il paraît plus naturel de penser que leur séparation est primitive, et résulte au contraire d'une absence de soudure entre deux lames distinctes dès le début. Ces deux lames sont en réalité séparées pendant le développement de la vacuole : l'une est la membrane propre de la vacuole; l'autre la membrane de la cellule spermatique. Lorsque la vacuole a atteint un certain développement, sa membrane entre en contact immédiat avec la membrane de la cellule, et normalement s'y soude et se confond avec elle en une seule couche d'apparence homogène. En tout cas, le protoplasme, qui précédemment séparait ces deux feuillets, disparaît totalement.

Le feuillet interne perforé de la FIG. **442** serait donc la membrane propre de la vacuole, épaissie et fortifiée.

L'externe qui est dilaté représenterait la membrane cellulaire primitive, l'enveloppe propre de la cellule spermatique.

La rencontre des deux feuillets, dans le spermatozoïde qui nous occupe, s'est peut-être faite normalement, mais leur soudure ne s'est pas produite.

b) Un autre détail est mis en évidence par la disposition particulière de ce spermatozoïde, c'est la marche centrifuge de la perforation. Il est clair que le feuillet interne est entamé le premier, puisqu'il peut présenter une perforation même quand l'externe y échappe; tandis que le cas inverse ne s'observe jamais.

c) Enfin l'énorme dilatation du feuillet non perforé est un indice certain de la turgescence qui devait régner dans la vacuole.

Si le feuillet externe s'est à ce point développé, et n'a pas éclaté sous l'influence de la pression du liquide interne, c'est grâce à son extensibilité. D'un autre côte, c'est grâce à la perforation qui s'est établie à son sommet que le feuillet interne ne s'est pas dilaté. Il faut donc se représenter de la manière suivante la marche des phénomènes qui se sont produits dans ce spermatozoïde.

Une pression considérable régnait dans la vacuole. A un moment donné, la perforation commença à se creuser dans le feuillet interne et, dès lors, la pression s'exerça directement sur le feuillet externe. Celui-ci, fort extensible de sa nature, céda à cette pression et se trouva reporté loin du feuillet sous-jacent.

Selon toute apparence, un mécanisme semblable est mis en jeu dans le développement normal de la vacuole. Deux forces antagonistes s'y manifestent, la turgescence dont l'action est centrifuge, et l'élasticité de la paroi de la vacuole qui agit en sens opposé.

Cette manière de voir trouve sa confirmation dans les variations que présente le développement normal de la vacuole.

D'abord le volume si variable de la vésicule (voir les figures), serait comme la résultante des deux forces antagonistes, dont la puissance relative doit être fort variable d'une cellule à l'autre. Ensuite, si dans certains cas la paroi de la vacuole se perfore, cela résulte de la pression qui se développe au sein de la vacuole; la pression est-elle insuffisante, l'ouverture de cette sorte de soupape de sûreté n'est pas provoquée.

Pour notre part, nous sommes dans l'impossibilité d'interpréter autrement que par l'action de la turgescence, les apparences diverses que nous a présentées la vacuole dans l'*Astacus* et dans beaucoup d'autres espèces.

Il n'entre pas dans notre cadre de traiter du phénomène de la turgescence, ni de ses causes. Rappelons seulement que la réfringence du contenu de la vacuole indique que l'eau tient en dissolution d'autres substances. En outre, si l'on fait subir au spermatozoïde une fixation énergique, la vacuole devient beaucoup plus réfringente et semble même renfermer un contenu albuminoïde solide. Ce fait n'est pas aussi facile à constater chez l'*Astacus* que chez les pagurides, mais on doit dire que son existence est générale chez les décapodes. Or, on peut très bien admettre que, parmi ces substances dissoutes, il en est qui sont douées d'un pouvoir plasmolytique considérable, capable de produire la turgescence de la vacuole.

L'apparition de ces substances dans la cellule spermatique serait donc le phénomène initial de la différentiation du spermatozoïde.

Cependant on pourrait, a priori, assigner une autre cause à l'introduction subite de l'eau de turgescence.

En effet la rupture de l'équilibre osmotique entre la cellule et le liquide qui la baigne pourrait tout aussi bien résulter d'une modification survenue dans ce dernier. Si, par exemple, il devenait plus aqueux à un moment donné, on conçoit qu'immédiatement l'enchylème de la cellule doive aspirer une certaine quantité d'eau. Celle-ci, comme dans la première hypothèse, s'accumulerait donc aussi dans des vacuoles.

Mais l'observation ne permet guère d'accepter cette manière de voir

d'une façon exclusive. En effet, la présence, dans un même acini testiculaire, de tous les stades du développement du spermatozoïde, suffirait déjà pour la rendre insuffisante. Car, si la cause externe existait seule, toutes les cellules spermatiques devraient présenter en même temps des vacuoles. Or, il n'en est pas ainsi. Cela provient de ce que certaines d'entre elles n'ont point encore subi les modifications internes qui leur eussent permis d'attirer l'eau en abondance.

La cause externe agirait donc de concert avec la cause interne; c'est là toute l'influence qu'on pourrait lui attribuer. Mais l'existence de cette cause externe est purement hypothétique, et nullement nécessaire. Que d'exemples n'a-t-on pas de cellules où l'introduction subite de l'eau de turgescence, au début de la période de grand allongement, résulte exclusivement d'une cause interne? Ce phénomène est de règle générale dans le développement de la cellule végétale (1).

Signalons encore l'analogie qui semble exister entre la vacuole, dont nous venons d'étudier la formation et le développement, et celle qui chez les locustes joue un rôle considérable dans la formation de la tête.

2° *La tigelle.*

Ce détail ne nous occupera pas longtemps. Chez l'*Astacus*, la tigelle est un simple bouton, implanté au centre de l'espace concave qui forme le fond de la vésicule, FIG. **444** *t*. Il est donc contenu à l'intérieur même de l'espace vacuolaire.

A en juger par l'apparence, ce bouton est creux, du moins il le devient dès qu'il atteint un certain développement. Nous possédons peu de détails sur son mode de formation. Il apparaît sous la forme d'une simple protubérance de la paroi inférieure de la vacuole. Le noyau semble ne prendre aucune part à sa formation, ainsi qu'il ressort de la constitution du spermatozoïde légèrement aberrant de la FIG. **437**. La tigelle y est déjà bien formée, tandis que le noyau est encore intact. Il est assez remarquable de trouver ce bouton si développé à l'intérieur d'une vacuole qui l'est encore si peu. Mais ce fait n'est pas normal. Les FIG. **438** et **440** montrent que sa production peut au contraire être fort tardive.

---

(1) Voir à ce sujet J. B. Carnoy ; *Recherches sur l'anatomie et la physiologie des champignons*; Gand, 1870. P. 69 et suivantes.

REMARQUE.

Les auteurs ont en général fort peu étudié la tigelle. GROBBEN la figure chez l'*Astacus*, mais dans un état de déformation évidente. C'est elle, sans doute, qu'il représente dans sa FIG. 21 et qu'il considère comme un corpuscule albuminoïde, naissant dans la zone obscure (dunkle Zone) qui sépare le noyau de la vacuole, et destiné à former la tête du spermatozoïde.

HERRMANN accorde à la tigelle plus d'attention que ses prédécesseurs. Il admet que cette production est formée de deux parties qui se soudent, l'une qui descend du sommet de la vacuole, l'autre qui s'élève du centre de sa paroi inférieure. Nous examinerons plus loin cette manière de voir.

3° *Prolongements plasmatiques.*

Ces prolongements sont filiformes, un peu élargis à leur base, d'aspect hyalin, en apparence souples et flexibles. Ils s'insèrent sur une bandelette de même aspect, ceignant le noyau du spermatozoïde qui revêt alors la forme d'un coussinet, FIG. **444**. Leur nombre est variable. Il atteint souvent la vingtaine. Parfois, mais rarement, il se réduit à trois; la FIG. **447** n'en possède que cinq. Il arrive même qu'ils font défaut, mais dans ce cas le spermatozoïde est anormal.

Nous n'avons point suivi leur développement chez l'*Astacus*, mais il est évident qu'ils naissent sous la forme de prolongements s'élevant du cytoplasme.

La bandelette annulaire qui les porte représente également un reste du cytoplasme. Sa largeur est variable. Elle est souvent très mince et difficile à reconnaître; elle acquiert rarement l'importance qu'elle a dans la FIG. **444**.

REMARQUE.

On observe assez souvent au pôle inférieur du spermatozoïde achevé un petit amas de substance granuleuse, plus ou moins enclavé dans le noyau, FIG. **446***a*. Nous ne connaissons pas avec certitude l'origine de cet amas. Disons cependant qu'il ne nous paraît pas dériver du noyau; c'est plutôt un reste du protoplasme, ainsi que l'indique le stade de la FIG. **440**.

Au lieu d'occuper exactement le pôle, il peut se trouver rejeté sur le côté et, dans ce cas, il représente probablement le corpuscule que GROBBEN figure à côté du noyau de quelques spermatozoïdes, FIG 33, Taf. III.

Cet amas granuleux manque dans le plus grand nombre de spermatozoïdes.

B. Modifications du noyau.

1° *Changements de forme.*

La forme discoïde du noyau est fréquente parmi les cellules qui possèdent le volume de la cellule spermatique; nous sommes porté à croire qu'elle est primitive, c'est-à-dire qu'elle s'observe dès le premier instant de la reconstitution du noyau à l'aide des couronnes polaires de la dernière cinèse.

Ce n'est guère qu'après le stade où la vacuole a envahi la plus grande partie de la cellule que cette forme commence à se modifier. Les changements qu'elle subit ne sont du reste pas très considérables chez l'*Astacus*. En somme, ils se réduisent à la transformation du disque en une sorte d'écuelle ou de lentille concavo-convexe, FIG. **434**, **435**, **449**. Dans la FIG. **444**, qui représente la forme la plus élégante du spermatozoïde, elle a passé à celle d'un coussinet dont la plus grande circonférence donne insertion aux prolongements plasmatiques.

La présence de l'amas granuleux altère parfois cette forme et la rend biconcave, FIG. **434**, **442**.

Rappelons de plus que dans maint spermatozoïde le noyau prend la forme d'une coupe très profonde; c'était le cas pour ceux qui sont reproduits dans les FIG. **439**, **449** et **450**. Cette forme résulte sans doute de ce que le noyau a opposé à la pression interne une résistance moindre que la paroi de la vacuole. Il arrive aussi que la vésicule se développe médiocrement et fournit une coupe très basse, même quand le noyau ne subit pas une voussure aussi profonde; on voit un exemple de cette particularité dans la FIG. **441**, où la coupe n'est représentée que par un simple rebord circulaire.

2° *Modification du contenu nucléaire.*

Dans la cellule non différentiée, le noyau présente un filament très net, quoique mince et chiffonné, FIG. **429**. Ce filament seul, à ce moment, se colore par le vert de méthyle, ainsi qu'on peut s'en assurer à l'aide d'un bon objectif à immersion.

Mais de bonne heure survient dans la constitution du contenu nucléaire une modification particulière qui a pour résultat d'augmenter beaucoup son avidité pour les matières colorantes. Le noyau tout entier prend alors une coloration bleue uniforme. Pâle au début, cette coloration permet

encore de distinguer assez bien le filament nucléinien, ou du moins des fragments de ce filament. Mais plus tard elle se fonce au point de donner au noyau tout entier une apparence homogène, ainsi que cela se voyait sur les FIG. **442, 444, 446, 447, 449.**

Il arrive cependant que dans le spermatozoïde apparemment achevé on distingue encore les fragments nucléiniens, et que la coloration générale du noyau demeure faible; il en était ainsi pour le spermatozoïde représenté, FIG. **443.**

Il n'est pas question ici, comme on le voit, d'une fusion du peloton nucléinien en une masse solide homogène. C'est plutôt à une dissolution de la nucléine qu'est due la coloration totale du contenu nucléaire, particularité qui a été signalée maintes fois précédemment.

Nous ne pourrions décider si la désorganisation du filament nucléinien est complète dans ces noyaux spermatiques. Il n'est pas impossible que les restes du filament soient cachés, parceque le plasma qui les baigne acquiert une réfringence égale à la leur. Un fait qui plaide en faveur de cette hypothèse c'est la réapparition de fragments irréguliers dans certains noyaux apparemment homogènes, quand on les soumet pendant quelques heures à l'action des liquides digestifs. L'homogénéité de la tête du spermatozoïde ne serait donc qu'apparente. Ce serait du reste le cas de bien d'autres noyaux prétendument homogènes.

REMARQUE.

En comparant nôtre description à celle de GROBBEN, on pourra s'assurer que nous concevons tout autrement que cet auteur la différentiation de la cellule spermatique.

Pour GROBBEN, le noyau disparaît; pour nous, il subit seulement des changements dans sa forme et sa structure interne; nous ne pouvons donc admettre avec notre devancier l'exception grave à la loi générale de la spermatogénèse que constituerait sa disparition. L'action du vert de méthyle ne laisse aucun doute à cet égard; grâce à ce réactif, nous avons pu figurer avec précision la forme du noyau à divers stades de son développement. Les carmins en général ne fournissent ici que des indications fort vagues; les résultats erronés de GROBBEN sont dûs incontestablement à l'emploi de ces réactifs infidèles.

Quant au *Nebenkern*, d'après GROBBEN, il apparaîtrait dans la zone obscure séparant le noyau de la vacuole et, en se développant, il constitue-

rait un revêtement à celle-ci. Nous n'avons point observé ce *Nebenkern*. La tigelle nous paraît en réalité représenter ce prétendu corpuscule à ses débuts, mais nous ne pouvons rapporter avec certitude les stades ultérieurs de son évolution à des parties déterminées du spermatozoïde. Néanmoins il nous semble que, dans les FIG. 27, 28 et 29 de sa Pl. III, GROBBEN prend tout simplement le noyau devenu cupuliforme pour le résultat de la métamorphose de son *Nebenkern*. Cette méprise justifie encore notre défiance à l'égard du carmin; le vert de méthyle eût rendu toute erreur impossible.

Ajoutons cependant que le revêtement foncé de la vacuole, indiqué dans ces figures, pourrait bien aussi correspondre à une autre particularité qui s'observe souvent dans les préparations fortement fixées, et surtout dans les coupes faites avec l'aide de la paraffine. La FIG. **450** représente un spermatozoïde traité de cette manière, mais coloré par le vert de méthyle; il montre la particularité en question : on y voit un revêtement hyalin appliqué à la surface interne de la capsule nucléaire. Cette couche est seulement un coagulum albuminoïde, la partie solide du contenu vacuolaire qui, sous l'action des réactifs, s'est figée et localisée contre les parois de la vésicule.

Remarquons encore dans cette figure la déformation de la tigelle; c'est un accident fréquent dans ce mode de préparation. Joint aux autres déformations que présentent les spermatozoïdes figurés par GROBBEN, il suffirait à démontrer la nécessité de l'étude des objets frais.

Il est à peine besoin de faire remarquer que la singulière théorie de SABATIER n'est pas acceptable.

Homarus vulgaris.

Nous avons peu de différences à signaler, à la deuxième étape, entre le homard et l'écrevisse. Les mêmes détails se retrouvent dans le spermatozoïde, mais avec de légères différences de forme ou de dimension.

Mieux qu'une longue description, la simple interprétation des FIG. **453** à **472** nous permettra de signaler les particularités qui caractérisent l'évolution de la cellule spermatique dans cette espèce.

A. Modifications du protoplasme.

1° *La vésicule.*

Comme chez l'*Astacus*, la vésicule a pour origine une vacuole; seulement celle-ci résulte plus souvent de la fusion de plusieurs petites vacuoles primitives, FIG. **456** et **457**.

Son développement est analogue. La vacuole se dilate, s'accole d'une part au noyau, et de l'autre à la membrane cellulaire. La soudure de sa membrane propre avec celle de la cellule se constate clairement dans la FIG. **458**. Cette dilatation est normalement poussée plus loin que chez l'*Astacus*, ainsi que le montrent les FIG. **460** à **472**. La vésicule hyaline prend ici la forme d'un tube allongé, FIG. **463**, qui donne au spermatozoïde un facies caractéristique. D'autres fois cependant ce tube reste beaucoup plus court, et se retrouve dans le spermatozoïde achevé sous la forme qui est reproduite dans la FIG. **470**. Cette forme se rapproche beaucoup plus de celle de l'*Astacus*. Mais elle bien moins fréquente que la précédente, et, à moins que leur tube ne s'allonge ultérieurement, ce qui nous paraît peu probable, ces spermatozoïdes doivent être considérés comme légèrement anormaux.

La perforation apicale de la vésicule se produit toujours chez le homard. Encore très étroite dans la FIG. **461**, elle est plus élargie déjà dans les figures suivantes. Elle finit toujours par atteindre le diamètre de la vésicule elle-même, comme on le voit dans le spermatozoïde mûr de la FIG. **472**. Nous avons vu chez l'*Astacus* qu'un léger épaississement de la paroi vésiculaire apparaît parfois à l'endroit où doit se produire l'ouverture; chez le homard la même particularité s'observe fréquemment. Mais ici c'est toute la face supérieure du cylindre hyalin qui s'épaissit légèrement, FIG. **461**, et c'est au centre de la petite capsule ainsi délimitée qu'apparaît la première trace du pertuis. On voit dans les FIG. **461**, **463** et **465** que les bords de la perforation se relèvent à mesure que l'orifice s'élargit, de telle sorte que la portion épaissie, qui dans le principe formait la voûte de la capsule hyaline, constitue à la fin un anneau de même diamètre que la portion qu'il surmonte.

Cet anneau disparaît plus tard, soit que la partie épaissie s'amincisse, soit qu'elle se résolve entièrement.

Le moment de l'apparition de l'ouverture apicale n'est pas fixe. Elle peut être précoce; c'est le cas des FIG. **460** et **467** à **470**; alors le tube hyalin reste court. Mais le plus souvent elle est beaucoup plus tardive, et la vésicule se transforme en un tube très allongé.

La formation d'une vésicule secondaire au sommet de la vacuole s'observe très fréquemment chez le homard. Comme chez l'écrevisse, où elle est plus rare, cette vésicule résulte de la dilatation du feuillet externe de la paroi vésiculaire. Très souvent, le dédoublement de cette paroi se limite à la face supérieure de la vésicule, c'est-à-dire à cette portion qui paraît

légèrement épaissie, FIG. **465** et **466**. Cet épaississement lui-même pourrait bien être en rapport avec l'absence de soudure des deux feuillets dans cette région. D'autres fois, cependant, la paroi tout entière se dédouble jusqu'à la base du cylindre qui repose sur le noyau, FIG. **467** à **469**. Mais nous n'avons observé cette particularité que dans les cas où la perforation s'était produite de bonne heure et où, par suite, le tube hyalin demeurait court. Cette coïncidence du clivage total avec les cas de perforation précoce plaide encore en faveur de l'indépendance primitive des deux lames qui constituent la paroi vésiculaire. Plus tard, les deux feuillets sont soudés et le dédoublement ne peut plus se produire, ou ne le peut que sur une faible étendue.

Qu'elle soit précoce ou tardive, la vésicule secondaire est destinée à disparaître. On la voit bientôt perdre ses contours réguliers et son aspect turgescent. Sa membrane hyaline devient granuleuse en se gonflant un peu; elle finit par crever et se dissoudre complétement, FIG. **468** à **470**.

Il est à peine besoin de dire que tous ces phénomènes doivent recevoir la même interprétation que chez l'*Astacus*.

2° *La tigelle.*

Comme dans l'espèce précédente, la tigelle apparaît au centre de la face inférieure de la vacuole. Très surbaissée à ses débuts, FIG. **465**, elle s'effile plus tard en prenant la forme d'un fuseau, s'étrangle à sa base et se pédiculise; plusieurs de nos figures indiquent ces détails. On rencontre aussi des spermatozoïdes apparemment achevés, dans lesquels la tigelle s'effile davantage, FIG. **471**. Une strie extrêmement fine la continue alors jusqu'à l'extrémité du tube hyalin. Nous avons toujours remarqué que, dans les spermatozoïdes qui présentent cette particularité, le contenu du tube prend par le brun BISMARK une coloration plus intense que d'habitude; il semble que ce contenu y soit plus dense.

3° *Les prolongements plasmatiques.*

Il s'en forme ordinairement trois. On les voit s'insérer au bord de la capsule qui dérive du noyau. En ce point il n'existe qu'une bordure de substance achromatique, très faible et difficile à observer.

B. Modifications du noyau.

1° *Changement de forme.*

Le noyau passe de la forme sphérique à la forme discoïde, puis à celle d'une lentille côncavo-convexe, FIG. **457** et suivantes, et enfin à celle d'une capsule profonde à bords rentrants, FIG. **465**. Sa forme normale est donc celle du noyau anormal de l'*Astacus*, représenté FIG. **439**. Tout en se creusant il s'amincit; aussi peut-on comparer ses changements de forme à ceux que subit une plaque métallique sous l'action du marteau.

La pression interne s'exerçant sur sa face supérieure joue probablement un rôle dans ce phénomène. Car, à partir du moment où le cylindre hyalin est solidement fixé au pourtour du noyau, la pression interne doit tendre à transformer ce dernier en une vésicule par un mécanisme semblable à celui de la formation d'une bulle de savon. Mais pour admettre cette hypothèse il faut attribuer nécessairement aux parois de la vésicule une résistance considérable.

2° *Modifications internes.*

Le noyau prend de bonne heure une apparence homogène et une coloration intense uniforme.

Pagurus callidus. Pagurus striatus.

L'évolution de la cellule spermatique dans ces deux espèces ne présente aucune particularité importante dont nous n'ayons eu l'occasion de parler dans les deux précédentes. Néanmoins nous avons multiplié les figures qui s'y rapportent, autant pour compléter l'étude de certains détails, que pour donner au lecteur une idée de la variété que peuvent présenter, dans un même individu, les processus de l'évolution de la cellule spermatique.

A. Modifications du protoplasme.

1° *La vésicule.*

Les FIG. **475** à **479** ont rapport à la formation et au premier développement de la vacuole. Ce développement aboutit à la formation d'une cloche hyaline, transparente comme du cristal et reposant sur un socle formé par tout le reste de la cellule différentiée, FIG. **481**. La cloche se retrouve intacte dans les spermatozoïdes adultes que l'on extrait des spermatophores,

FIG. **481**; ou bien elle subit la perforation apicale, mais cette perforation est loin de se produire toujours au même instant de son évolution.

Tantôt elle est tardive : témoin le spermatozoïde adulte de la FIG. **522**, qui ne possède qu'un pore apical très réduit.

Ailleurs elle est plus précoce comme le montre la FIG. **485**. Aussi peut-elle s'agrandir beaucoup, FIG. **486**, et transformer ainsi la cloche en une coupe profonde. Elle peut être plus hâtive encore; dans ce cas le spermatozoïde adulte portera, au lieu de la cloche, une coupe plus ou moins évasée, dont la profondeur sera en raison inverse de la précocité du phénomène, FIG. **507**, **518**, **519**. Plus la perforation est précoce, moins la coupe est profonde. Elle s'est donc produite très tôt dans le spermatozoïde de la FIG. **518**, où la coupe se réduit à une simple bordure; elle s'est produite plus tard dans celui de la FIG. **519**, et plus tard encore dans ceux des FIG. **507**, **514** et **522**.

La formation d'uns vésicule secondaire par le dédoublement de la paroi de la vésicule primaire est très fréquente chez les *Pagurus*. La description que nous avons faite de cette particularité chez l'écrevisse et le homard rend facile la compréhension des FIG. **493** à **504** et **515** à **517**; dans ces figures la vésicule se dédouble sur toute sa surface.

Ce phénomène se produit le plus souvent dans les spermatozoïdes où la perforation est précoce; nouvelle confirmation de l'indépendance primitive des deux feuillets de la membrane. Aussi les spermatozoïdes qui la présentent portent-ils ordinairement une coupe peu profonde.

La vésicule secondaire est destinée à disparaître. Nous l'avons retrouvée quelques fois cependant dans les spermatophores; le spermatozoïde représenté FIG. **496** en possédait une qui, loin de dégénérer, paraissait au contraire plus solide et plus turgescente que jamais. Mais ce cas est exceptionnel. Une autre particularité du développement de la vésicule secondaire, assez fréquente chez les pagures, est l'objet des FIG. **501** à **504**, **515** et **516**. Cette vésicule s'y développe d'une manière excessive. De plus, comme on le voit, c'est sa portion inférieure seule qui se développe, et qui produit tout autour de la pièce représentant le noyau un bourrelet circulaire, FIG. **501**. Cette pièce paraît donc s'enfoncer dans l'intérieur de la vésicule en produisant une invagination de sa paroi inférieure. La pénétration et l'invagination peuvent être poussées assez loin. Ainsi, dans les FIG. **503** et **504**, la portion solide du spermatozoïde, qui dérive du noyau, est complètement engagée, dans la vésicule.

Il se forme de cette manière, au pôle inférieur du spermatozoïde, un entonnoir d'invagination, au fond duquel s'aperçoit l'extrémité du noyau. Le mécanisme de ce développement n'est pas facile à imaginer. Il résulte peut-être d'un amoindrissement de la résistance qu'oppose à la pression interne la partie inférieure de la vésicule. Cet affaiblissement serait le premier indice de la dégénérescence qui ne tardera plus à l'envahir, ainsi que le montrent les FIG. **503**, **504** et **516**; dans ces figures l'aspect granuleux de la vésicule et la déchirure de son pôle supérieur ne laissent aucun doute au sujet de sa prochaine disparition. Parmi les spermatozoïdes présentant cette particularité, on en trouve beaucoup qui ne possèdent qu'une coupe fort peu profonde, indiquée seulement par un simple rebord circulaire. Ce fait indique-t-il que le développement particulier de la vésicule se produit surtout dans les cas où la perforation apicale est très précoce; ou bien faut-il admettre que cette coupe s'est réduite, plus tard, à ce faible rudiment? Nous ne pourrions le décider.

Nous ignorons aussi la signification de l'anneau incolore qui ceint la pièce nucléaire des spermatozoïdes représentés dans les FIG. **502** et **515**.

Notons un dernier détail au sujet de la vésicule. Bien que son contenu, à l'état frais, ne présente qu'une faible réfringence, il doit cependant, comme chez l'*Astacus*, posséder une densité et une concentration assez notable. En effet, lorsqu'il est fortement déshydraté et surtout quand le testicule a subi l'enrobage à la paraffine, le contenu de la vésicule, à tout âge, forme un coagulum brillant, apparemment solide, qui se dispose régulièrement en un manchon tapissant la paroi. Ce manchon est représenté en coupe dans le spermatozoïde adulte de la FIG. **522**.

2° *La tigelle.*

Les FIG. **483** et **484** représentent deux stades du développement de la tigelle, se faisant suivant le mode que nous croyons le plus normal.

Comme chez le homard, c'est une petite éminence apparaissant sur le fond de la vésicule et qui, en se développant, ne fait que s'allonger ou s'effiler à son sommet et se pédiculiser.

Mais son développement, comme celui de toutes les parties du spermatozoïde, présente des variations.

Notons d'abord qu'elle apparaît tantôt plus tôt, tantôt plus tard.

De plus, elle peut s'allonger beaucoup plus que dans la FIG. **484**, où elle

possède sa longueur normale, ainsi qu'on le voit dans les FIG. 488, 489, 494, etc. Son allongement peut même être poussé assez loin pour mettre sa pointe en contact avec la paroi de la vésicule. Toutefois ce contact ne s'établit guère qu'avec la paroi de la vésicule secondaire, FIG. 498 à 501 et 517; il est rare de le constater dans des vésicules dont la paroi n'est point encore dédoublée, FIG. 505. La pointe de la tigelle peut se souder à la paroi de la vésicule; c'est ce que démontre la FIG. 501. L'entonnoir supérieur que présente la vésicule dans cette figure, résulte évidemment de la résistance opposée à sa dilatation par la soudure de la paroi avec la tigelle.

Des images semblables aux FIG. 500 et 517 se rencontrent de temps en temps. La soudure en question s'est produite dans ces spermatozoïdes et, selon toute apparence, la vésicule s'est encore dilatée ultérieurement, bien que sa surface externe ne présente pas l'entonnoir de la FIG. 501. Mais la pointe de la tigelle s'y termine par un large cône renversé, vide et appliqué par sa base contre la face interne de la vésicule. D'où résulte cet entonnoir interne? Est-ce d'un clivage de la membrane vésiculaire? Sans être impossible, le clivage d'une membrane aussi mince serait un fait assez étonnant. Mais il est plus probable que les parois de cet entonnoir dérivent d'un évasement de la tigelle même. En effet, cette dernière est creuse, ici comme chez le homard. Les FIG. 493 et 499 ne laissent pas de doute à cet égard; car les tronçons de substance solide et réfringente qu'on y remarque sont évidemment contenus dans un tube. La FIG. 500 n'est pas moins démonstrative.

Cela étant, supposons que la soudure entre la tigelle et la vésicule soit précoce. Bientôt surviendra la dilatation de la lame qui constitue la vésicule secondaire; cette dilatation, produite par la pression interne, aussi longtemps que la résistance des parois reste uniforme en tous les points de la vésicule, se fera concentriquement autour du point apical soudé avec la tigelle. La surface de soudure s'étendra donc, et ouvrira de force le tube tigellaire en formant un entonnoir à son sommet.

Notons que le tube peut se dilater en entonnoir, même dans les cas où son sommet ne rencontre pas la membrane vésiculaire. Cela s'observe très souvent chez d'autres décapodes, en particulier chez le *Clibanarius misanthropus*, comme nous le verrons plus loin FIG. 558.

3° *Les prolongements.*

Il y en a normalement trois. Les FIG. **480**, **490** et **512**, représentant soit de profil, soit de face des spermatozoïdes en développement, montrent que ces prolongements sont d'abord de simples éminences, produites par les restes du cytoplasme qui circonscrivent le noyau; l'accroissement ultérieur leur donne la forme filamenteuse qu'ils affectent dans le spermatozoïde mûr.

Cette formation des prolongements aux dépens du cytoplasme n'est pas douteuse, car elle se constate avec la plus grande facilité dans les deux espèces qui nous occupent; il serait donc inexact de soutenir encore avec HERRMANN qu'ils dérivent du noyau.

B. Modifications du noyau.

1° *Changement de forme.*

Comme c'est la règle, le noyau de la cellule spermatique jeune est sphérique. Il s'aplatit ensuite sur une de ses faces et devient hémisphérique, puis légèrement concavo-convexe. Cette dernière forme est rarement aussi accentuée que dans la FIG. **505**. Le plus souvent il se produit sur sa face externe convexe une proéminence, FIG. **489**, qui fait passer le noyau à une forme conique irrégulière. Celle-ci peut se retrouver dans le spermatozoïde mûr, FIG. **522**. Mais souvent aussi la déformation ne s'arrête pas là : le cône peut s'effiler en s'amincissant, et alors le noyau, ou tête du spermatozoïde, prend la forme bacillaire qu'on lui voit dans les FIG. **496**, **502**, **503**, **504**, **515**, **519** à **521**. Cette dernière forme s'observe toujours, comme le montrent les FIG. **502**, **503**, **504** et **515**, dans les cas où la vacuole secondaire prend le développement excessif que nous avons décrit p. 152.

2° *Modification du contenu.*

Ici encore la nucléine semble se dissoudre dans le plasma nucléaire, car le noyau tout entier prend, dans le vert de méthyle, une coloration uniforme, avant même que sa forme se soit modifiée.

Signalons la présence fréquente d'un corps solide, probablement de nature nucléinienne, se colorant plus intensément que le caryoplasma, que l'on observe très souvent sous la tigelle, mais toujours au sein de la cavité nucléaire, FIG. **512**. Malgré la régularité de sa forme, qui est celle d'un disque, nous n'avons pu reconnaître ni sa véritable signification, ni son rôle ultérieur. Toutefois la FIG. **514** confirme l'opinion que nous venons d'émettre

sur sa nature nucléinienne. Par exception, le noyau de ce spermatozoïde n'avait point pris la coloration fondamentale uniforme. Le vert de méthyle n'y avait teint que les fragments nucléiniens; or l'un de ceux-ci, plus gros que les autres, occupait la place du corps précité et présentait le même aspect. Ce serait donc l'élément nucléinien, ou du moins ses restes qui constitueraient ce corps énigmatique.

On le retrouve parfois dans le spermatozoïde adulte, quand le noyau de celui-ci ne s'étire pas trop; mais en général il disparaît plus tôt. Ce corps n'aurait donc aucune signification particulière.

Eupagurus Prideauxii.

A. Modifications du protoplasme.

1° *La vésicule.*

La formation et le développement de la vésicule, exposés dans les FIG. **526** à **536**, offrent peu de particularités dans cette espèce. Signalons seulement un détail qui est caractéristique : la tendance de la vésicule secondaire à se conserver, même après la maturité du spermatozoïde. Les spermatophores contiennent assez souvent des spermatozoïdes portant, comme celui de la FIG. **536**, une coupe moyennement développée et surmontée d'une cloche. La première représente la vésicule primaire perforée et élargie ; la seconde, la vésicule secondaire fortifiée, mais moins développée que dans le cas des FIG. **531** et **532**, car sa membrane ne s'est pas détachée des parois de la coupe. Cependant la perforation apicale peut se produire aussi dans la paroi de cette vésicule secondaire, ainsi que le montrent les FIG. **531** à **533** ; elle présente d'ailleurs parfois un épaississement apical aussi bien que la vésicule primaire du homard et de l'écrevisse.

Cette paroi tout entière peut même disparaître, comme dans les espèces précédentes. La coupe seule représente alors les restes de la vésicule vacuolaire, FIG. **533**.

2° *La tigelle.*

Aucun détail nouveau n'est à signaler chez l'*Eupagurus*. Les FIG. **527** à **536** comportent l'explication que nous avons donnée des stades correspondants chez le *Pagurus callidus*.

3° *Les prolongements plasmatiques.*

Même remarque.

B. Modifications du noyau.

Rien de saillant non plus. Les changements de forme sont ceux que nous avons décrits chez les pagures, et les modifications du contenu sont normales. Notons seulement que l'apparente dissolution de la nucléine se produit souvent de bonne heure; déjà avant que de perdre sa forme sphérique, le noyau prend souvent une coloration uniforme, FIG. 525.

La deuxième étape est identique chez le *Pagurus striatus*.

Clibanarius misanthropus.

A. Modifications du protoplasme.

1° *La vésicule.*

Son développement est identique à celui de la vacuole de l'*Astacus fluviatilis*. La formation d'une vésicule secondaire, à la suite d'une perforation incomplète, ne s'y rencontre qu'à l'état d'exception.

2° *La tigelle.*

Le développement de cette partie présente quelques particularités dignes de remarque.

Les FIG. 541 à 543 nous la montrent à ses débuts; elle est semblable à celle de l'*Astacus*. Elle est d'abord un simple bouton creux, qui bientôt s'allonge et prend la forme de la tigelle du homard. Après cela, il se perfore à son sommet, FIG. 545, et se transforme en une petite coupe.

Presque en même temps, apparaît sur le fond de cette coupe une petite épine. Ces deux parties, la coupe et l'épine, sont susceptibles d'un développement ultérieur variable. Tantôt l'une et l'autre se développent très peu, comme dans la FIG. 562 représentant un spermatozoïde extrait d'un spermatophore. D'autres fois on les voit toutes deux, ou l'une d'elles seulement, se développer davantage; la petite coupe s'accroit en hauteur et souvent même s'évase en entonnoir, FIG. 557 à 560.

L'épine s'allonge et se comporte différemment, suivant que la vésicule vacuolaire est perforée ou non. Si elle est perforée, l'épine, en s'allongeant, s'effile de plus en plus. Si elle n'est pas encore percée, elle se soude à la membrane, et alors il apparaît un nodule conique au point de soudure, FIG. 555. Ce nodule provient tant de l'épaississement de la paroi vésiculaire que

de la dilatation de la tigelle. Ce n'est donc pas la paroi qui produit un bouton descendant vers la tigelle, c'est celle-ci qui s'élève et rencontre la paroi à l'endroit où il existe souvent d'avance un épaississement discoïde, FIG. 554. Arrivée là, ou même avant d'y arriver, elle présente un épaississement terminal destiné à constituer le nodule en se fusionnant avec l'épaississement de la paroi elle-même. La FIG. 554 montre encore une solution de continuité entre les deux portions qui vont produire le nodule. Souvent l'épine présente un renflement en forme de manchon, FIG. 552 et 553, qui semble naître à sa base, au fond de la coupe, et grimper ensuite jusqu'à sa pointe pour former le nodule d'épaississement. Ce détail est fréquent. Le spermatozoïde, vu d'en haut dans la FIG. 561, montre au centre l'épaississement de l'épine.

3° *Les prolongements plasmatiques.*

Les spermatozoïdes représentés FIG. 557 à 561 sont tous extraits des spermatophores, et pourtant aucun d'eux ne porte de prolongements radiés. Nous avons cru un certain temps que le *Clibanarius* faisait exception, sous ce rapport, au milieu du premier groupe de décapodes; mais nous avons trouvé un spermatophore contenant des spermatozoïdes munis de deux ou trois prolongements, FIG. 562 et 563.

B. Modifications du noyau.

Elles ne présentent rien de spécial.

Paguristes maculatus.

A. Modifications du protoplasme.

1° *La vésicule.*

Les FIG. 569, 573 et 579 représentent trois sortes de spermatozoïdes que l'on peut trouver côte à côte dans les spermatophores. Elles diffèrent surtout par la forme et la disposition particulière de la vésicule. Dans la première, la vésicule donne naissance à un *vase renflé;* dans la seconde, à une coupe très évasée *surmontant* le noyau; enfin dans la troisième, à une coupe semblable, mais qui *contient* le noyau.

Suivons, sur les figures, les particularités du développement de chacune d'elles.

Les FIG. **566** à **569** ont rapport à la première; leur compréhension ne nécessite aucune explication. La vésicule se perfore à son sommet et se transforme, comme chez l'*Astacus*, etc., en un vase qui rappelle encore sa forme primitive. L'origine de la coupe évasée des deux autres sortes de spermatozoïdes est la même; seulement la grande extension que prend la perforation apicale amène une différence dans la forme du vase.

Le lieu d'insertion de la coupe sur la partie basale, c'est-à-dire sur le noyau, différencie à lui seul les deux formes à coupe évasée.

D'un côté, cette insertion se fait à la partie supérieure du noyau. Pendant la différentiation du cytoplasme, le noyau contracte une forte adhérence avec la membrane cellulaire; celle-ci l'enveloppe et l'enserre sur une grande partie de sa surface, si intimement qu'elle se confond avec la membrane nucléaire (FIG. **566**).

De l'autre côté, au contraire, l'adhérence entre le noyau et la membrane cellulaire ne s'établit que sur une partie restreinte de la surface inférieure du premier, parce que de bonne heure la vacuole gagne du terrain sur les parties latérales, FIG. **575**.

La FIG. **580** est une forme intermédiaire entre les FIG. **573** et **579**; le noyau est à demi-engagé dans la coupe.

Il faut noter que la troisième sorte de spermatozoïdes a dans certains cas une autre origine, car le simple retroussement de la vésicule insérée au-dessus du noyau peut, en un instant, transformer la première forme à coupe évasée en la seconde. Ce fait se produit, mais alors on retrouve la tigelle à la partie inférieure du vase, et les prolongements cytoplasmatiques à l'intérieur de la coupe. La position de ces deux parties indique sûrement le retroussement. Mais, d'autre part, la vésicule close de la FIG. **576** démontre, grâce à la position du noyau, l'existence de l'autre mode de développement. La FIG. **581** est encore plus démonstrative à cet égard. Le noyau est ici surmonté d'une courte tigelle soudée à la membrane; mais ce fait ne s'observe pas souvent.

Remarquons l'absence presque générale de la vésicule secondaire dans cette espèce; le rapide élargissement de la perforation apicale parait empêcher sa formation dans la plupart des cas.

2° *La tigelle.*

Elle est en général petite et mince, FIG. **567** à **569**. Comme chez le *Pagurus*, elle peut s'allonger et passer à travers la perforation apicale, si

celle-ci existe, ou bien se souder à la membrane vésiculaire. Dans ce dernier cas, on voit naître au point de soudure un nodule conique FIG. 584, formé, comme chez le *Clibanarius*, à la fois par la tigelle et par la membrane elle-même. Tandis que se produit cette soudure, la base de la tigelle s'amincit au point de devenir difficile à distinguer, FIG. 584. Il arrive même accidentellement qu'elle se brise et reste suspendue à la vésicule par son sommet élargi. Aussi, à en juger seulement par l'apparence reproduite dans la FIG. 586, on pourrait considérer la tigelle comme un produit de la membrane vésiculaire, et la présence de l'épaississement apical, FIG. 583, ne ferait que confirmer cette opinion erronée.

Le nodule d'épaississement disparait souvent, mais parfois on le retrouve, après l'ouverture de la perforation, au sommet de la tigelle, FIG. 574 et 582. Il peut même s'évaser en entonnoir, FIG. 585.

3° *Les prolongements plasmatiques.*

Ils manquent à beaucoup de spermatozoïdes contenus dans les spermatophores. Rappelons que leur présence à l'intérieur de la coupe évasée est une preuve dû retroussement que subit éventuellement la vésicule perforée.

B. Modifications du noyau.

Aucune particularité nouvelle à signaler, ni dans les modifications que subit sa forme, ni dans celles de son contenu.

Galathea strigosa.

Nous n'avons pu nous procurer cette espèce qu'à l'époque même de la reproduction, c'est-à-dire alors que les organes ne contenaient plus guère que des spermatozoïdes achevés.

Les seuls stades de leur développement que nous ayons observés sont représentés dans les FIG. 587 à 589. La vésicule qui surmonte le noyau présente, dans la première de ces figures, son facies habituel. Dans la seconde, après s'être allongée beaucoup la vésicule s'est étranglée légèrement à sa base, et perforée à son sommet. Dans la FIG. 589 l'étranglement est plus accentué, mais la perforation apicale ne s'est pas produite; un simple épaississement de la paroi existe au sommet.

Ces données suffisent pour prouver que le développement de la vésicule s'y fait comme partout ailleurs.

Nous n'y avons point vu de tigelle. La FIG. **588** seule montre un très léger bouton qui la représente peut-être. Le développement du noyau est, comme on le voit, plus simple que dans les espèces précédentes. Il ne subit presque aucun changement de forme, et prend seulement l'apparence homogène habituelle. Les prolongements, toujours au nombre de trois, sont très longs. Ils s'insèrent tout à fait au sommet du noyau, en se dirigeant vers le bas. L'effilement de la vésicule et la situation particulière de noyau, qui pend entre les filaments radiés, caractérisent bien les spermatozoïdes de la galathée.

Grobben a étudié la formation du spermatozoïde de la *Galathea squamifera*, mais ici encore le carmin lui a été infidèle. En effet, il appelle « *Mittelzapfen* » la partie qui pend entre les prolongements et qui, sans aucun doute, dérive du noyau. Pour être conséquent avec la signification qu'il assigne à sa terminologie, au début de son mémoire, il aurait dû appliquer le terme « *Samenkopf* » (tête), à cette partie; tandis qu'il l'applique à une autre portion dérivant d'un prétendu corps solide et colorable, le « *Nebenkern* ».

Carcinus mœnas.

A. Modification du protoplasme.

1° *La vésicule.*

Elle donne naissance ordinairement à une vésicule secondaire FIG. **617** à **620**. L'épaississement apical, qui est assez fréquent, n'est jamais porté par la membrane de cette dernière, comme chez l'*Eupagurus Prideauxii*, mais bien par celle de la vésicule primaire encore indivise comme chez les autres espèces. La vésicule secondaire crève ou dégénère, comme chez le homard, les pagures, etc.

On remarquera la différence qui existe entre la FIG. **621** et la FIG. **624**, représentant deux variétés de spermatozoïdes mûrs. La première montre une coupe hyaline assez développée; la seconde au contraire n'en porte pas trace. On peut trouver des intermédiaires entre ces deux extrêmes. Ces différences résultent du plus ou moins grand développement de la vésicule produisant la coupe, développement qui est en rapport avec les changements de forme de noyau. Si le noyau se creuse profondément, comme c'est la cas dans la FIG. **624**, la vésicule ne proémine que fort peu

et, après la perforation, elle peut se réduire à rien. Si au contraire il conserve une forme aplatie, FIG. **621**, la vésicule se renfle et sa perforation laisse persister une coupe plus ou moins profonde.

Nous avons rencontré des particularités analogues chez l'écrevisse et le homard.

La pression interne, dont nous avons parlé en traitant du développement de la vacuole, joue sans doute ici un rôle prépondérant. A mesure que la cavité vésiculaire se dilate, la pression interne baisse et l'accroissement s'arrête, quand elle cesse d'être supérieure à la résistance des parois; c'est le noyau qui cède, FIG. **624**. Alors la paroi supérieure plasmatique ne proémine pas, il ne se forme pas de vésicule hyaline et par suite pas de coupe. D'autres fois, la partie plasmatique est la plus faible, et dans ce cas, qui est fréquent, il se forme une vésicule et une coupe.

2° *La tigelle.*

Rien de remarquable. Elle est encore peu développée dans la FIG. **614**.

3° *Les prolongements.*

Nous n'avons point observé de prolongements radiés chez le *Carcinus mœnas.*

B. Modification du noyau.

L'analyse détaillée de nos figures serait superflue; nous pouvons nous contenter de renvoyer le lecteur aux FIG. **611** à **625**.

Inachus scorpio.

Les spermatozoïdes de cette espèce ne présentent qu'une seule particularité à noter; nous voulons parler du décollement du couvercle achromatique de la vésicule, FIG. **631** et **632**. Cette partie, qui a le forme d'un verre de montre, semble avoir cédé à la pression que la tigelle exerçait contre elle de bas en haut. La tigelle se soude à la paroi vésiculaire, avant de la faire sauter, FIG. **633**.

Maja verrucosa.

A. Modification du protoplasme.

1° *La vésicule.*

Le premier développement de la vésicule ne présente rien de particulier, FIG. **594** à **597**. Signalons seulement l'aspect, plus réfringent que d'habitude, du contenu de la vésicule. Ce fait, qui indique une densité plus grande du liquide, est en rapport avec une particularité qu'on voit surgir vers la fin du développement, et qui est rendue par les FIG. **598** à **604**.

La première de ces figures, FIG. **598**, ne représente rien que de connu : la vésicule, portant un épaississement apical, s'est assez fortement dilatée sous l'influence de la pression interne.

Dans la FIG. **599**, la même pression a eu pour effet de faire sauter toute la paroi plasmatique de la vésicule; cette figure démontre que le contenu vésiculaire possède une consistance assez ferme. C'est en effet ce contenu qui, en se gonflant, a constitué la colonne que l'on voit sortir de la capsule formée par le noyau; cette colonne supporte les restes de la membrane vésiculaire qu'elle a entraînée tout d'une pièce.

En outre elle présente un pertuis axial descendant jusqu'au fond de la cupule, et dont la partie inférieure loge la tigelle; ce pertuis est déjà distinct au sein du contenu vésiculaire dans la FIG. **598**. LA FIG. **600** ne diffère de la précédente que par l'absence des restes de la membrane vésiculaire. Il est possible que celle-ci était déjà crevée ou résorbée, au moment où s'est produit le gonflement du contenu et la sortie de la colonne; peut-être aussi ses restes ont-ils été déchirés et détruits.

La colonne de la FIG. **601** paraît avoir simplement dilaté la perforation apicale d'une vésicule déjà largement ouverte. La membrane de celle-ci constitue, autour de la base de la colonne, une sorte de collerette. Le pertuis axial renferme, dans cette figure, comme dans la suivante, une petite tige aussi pâle que la substance de la colonne elle-même ; cette tige est probablement un coagulum secondaire, de même nature que le contenu de la vésicule, et qui surmonte la tigelle.

L'élargissement forcé de la perforation par la colonne ne s'est pas produit dans la FIG. **602**. Malgré la présence de cette ouverture, la paroi de la vésicule a été refoulée par la colonne; on la retrouve en dehors de celle-ci, sur les côtés. Au sommet, la paroi de la vésicule et la colonne se confondent; elles sont soudées apparemment sur tout le pourtour de la perforation.

Dans les FIG. **603** et **604** se remarque, au centre, une colonne ventrue, représentant probablement le contenu coagulé et rétréci de la cupule nucléaire qui s'est ultérieurement dilatée; telle est sans doute l'origine du vide qui sépare la colonne des parois de cette cupule.

2° *La tigelle.*

Elle reste toujours courte.

3° *Les prolongements.*

Ils sont assez développés. On en compte le plus souvent quatre, parfois aussi trois ou cinq.

B. Modifications du noyau.

Aucune particularité nouvelle n'est à signaler.

Stenorhynchus phalangium.

La FIG. **634** représente un spermatozoïde tiré d'un spermatophore de *Stenorhynchus phalangium*. On y voit la paroi achromatique de la vésicule, soulevée par la tigelle; c'est la seule particularité à noter dans ce genre.

Xantho rivulosus.

L'exiguité du spermatozoïde et la petitesse de la vésicule caractérisent seules cette espèce, FIG. **608**, **609**, **610**.

Acanthonyx lunulatus.

On voit parfois dans cette espèce l'apparence signalée comme fréquente chez le *Maja*, et que nous avons cru devoir expliquer par la sortie du contenu de la vésicule sous la forme d'un coagulum, FIG. **637**. La tigelle porte ordinairement un petit entonnoir à son sommet, après la production de la rupture apicale.

Dromia vulgaris.

Les spermatozoïdes de la *Dromia* diffèrent très peu de ceux du *Carcinus mænas*, FIG. **638** à **640**. Cependant le renflement du sommet de la tigelle, rare chez le *Carcinus*, est fréquent chez la *Dromia*. La FIG. **641** représente un spermatozoïde tiré d'un spermatophore enrobé dans la paraffine et monté dans le baume de canada. Préparés de cette manière, presque tous les

spermatozoïdes affectent une forme plus aplatie qu'à l'état naturel. C'est à tort que GROBBEN regarde cette forme aplatie comme la forme normale. Sa FIG. 21, Taf. IV correspond certainement à des apparences dues à une altération.

Dans cette même figure GROBBEN appelle « *Strahlenträger* » la partie évasée et achromatique, à laquelle s'attachent des prolongements radiés. Cette partie représente, à n'en pouvoir douter, les restes de la vésicule, c'est-à-dire la coupe de notre FIG. **641**. Si les prolongements radiés existaient, ils ne s'y attacheraient point, mais se fixeraient au noyau, comme chez tous les autres décapodes du premier groupe. Pour nous, qui n'avons pas vu de prolongements chez la *Dromia*, nous considérons les filaments figurés par GROBBEN comme des lambeaux déchirés de la vésicule.

Dorippe lanata.

Nous retrouvons dans cette espèce un détail fréquent chez l'*Inachus* et le *Stenorhynchus* : le couvercle plasmatique de la cupule nucléaire saute parfois tout d'une pièce sous la poussée de la tigelle, FIG. **643**. Ce fait y est pourtant plus rare que dans les deux oxyrhynques précités. Les prolongements radiés, au nombre de trois, sont assez développés.

Ethusa mascarone.

La vésicule, chez l'*Ethusa*, se développe notablement en hauteur. Sa forme contraste avec celle de la cloche surbaissée des genres précédents, FIG. **649**. Il arrive aussi que cette vésicule se détache sur tout le pourtour de son insertion, FIG. **641**, comme chez le *Maja*, la *Dorippe* et le *Stenorhynchus*. D'autres fois, elle se rompt au contraire à son sommet, et livre passage à la tigelle sans se déformer, FIG. **650**; mais le plus souvent elle se laisse simplement étirer, FIG. **645** à **649**.

Le nodule qui se produit au point d'union de la tigelle et de la vésicule dérive, comme chez le *Clibanarius*, d'un renflement de la tigelle et d'un épaississement apical de la vésicule, ainsi que le montre la FIG. **647**. Les prolongements plasmatiques constituent une particularité remarquable de ces spermatozoïdes. Ils sont au nombre fixe de trois, et ils acquièrent une longueur considérable. On rencontre avec la plus grande facilité tous les stades de leur développement; ils sont, comme partout, de simples proéminences de la portion plasmatique qui entoure le noyau. Dès leur naissance, ils présentent une grande rigidité et une grande netteté de forme, FIG. **646** à **649**.

Remarque.

C'est à propos de l'*Ethusa mascarone* que Grobben emploie pour la première fois le terme « *Strahlenträger* », ou *porte-rayons.* Il dit expressément que ce corps n'a pas la même signification morphologique que le « *Mittelzapfen* » de la galathée.

Tel n'est pas notre avis; le *Mittelzapfen* de la galathée et le *Strahlenträger* de l'*Ethusa* sont une même chose, *le noyau.* C'est lui qui, dans ces deux espèces, porte les rayons plasmatiques; mais dans la galathée il les porte à sa partie supérieure, tandis que dans l'*Ethusa* il leur donne insertion plus bas. Pour être conséquent, Grobben aurait dû appeler le *Mitelzapfen* et le *Strahlenträger, tête* du spermatozoïde. Ce savant dessine les spermatozoïdes de la galathée et de l'*Ethusa* dans la même position que nous; seulement il attribue à leurs différentes parties une autre signification. Pour nous, la portion amincie, placée en haut, c'est la vésicule hyaline incolorable; pour Grobben c'est la tête colorable. La portion plus renflée, située sous la première, se colore moins, d'après Grobben, et, à ses yeux, c'est un *Mittelzapfen* chez la galathée, et un *Strahlenträger* chez l'*Ethusa*; pour nous, dans les deux cas, *c'est la seule portion colorable de la cellule-spermatozoïde, le noyau*, la tête.

Chez la *Dromia*, au contraire, il renverse le spermatozoïde. Le noyau est en haut et la vésicule en bas; cette fois donc le *Strahlenträger* n'est plus le noyau, c'est la coupe évasée dérivant de la vésicule hyaline.

Troisième étape.

Constitution des spermatozoïdes.

Certains auteurs, à la suite de Von Siebold et de Kölliker, se sont demandé si les cellules rayonnées du sperme des décapodes avaient bien la valeur de spermatozoïdes, ou si elles n'étaient pas plutôt des cellules-mères destinées à engendrer ces éléments par un développement ultérieur. Mais aujourd'hui il n'est plus guère permis de ce poser cette question; les cellules rayonnées sont des spermatozoïdes adultes.

D'abord on n'a jamais vu les cellules rayonnées se diviser, ni engendrer des spermatozoïdes.

De plus, on connait bien d'autres spermatozoïdes qui ne revêtent pas la forme filamenteuse; il suffira de citer ceux des nématodes, des chilognathes et de beaucoup d'arachnides.

D'ailleurs la cellule rayonnée des décapodes est une cellule profondément différentiée. Le protoplasme et le noyau y sont complétement métamorphosés, et ils ont subi l'un et l'autre cette diminution, cette condensation qui accompagne toujours l'achèvement du spermatozoïde ordinaire. Les cellules-mères des diverses générations, qui précèdent la naissance des cellules rayonnées, présentent toutes les caractères des cellules jeunes, c'est-à-dire les caractères typiques du protoplasme et du noyau. Or, à un moment donné, elles entrent en différentiation; leur protoplasme et leur noyau subissent des modifications toutes particulières et profondes : les prolongements, la vésicule et la tigelle apparaissent, le noyau devient homogène et cupuliforme, etc. Il est clair qu'à partir de ce moment elles perdent leur signification de cellules prolifératives; elles passent à l'état de cellules adultes, de cellules-spermatozoïdes.

D'autres auteurs pensent que la cellule rayonnée représente le spermatozoïde, mais dans un état éloigné de la maturité; ils admettent qu'elle doit subir encore, probablement dans la femelle, des modifications ayant pour effet de lui donner la forme filamenteuse qu'ils considèrent comme typique. Tel est l'avis de HALLEZ, de P. MAYER et d'autres savants.

Ainsi que nous l'avons insinué plus haut, il faut se garder d'attribuer trop d'importance à cette forme filamenteuse.

Le cytologiste doit se placer à un point de vue plus général et considérer que, le spermatozoïde étant une cellule, son noyau et son protoplasme peuvent présenter, comme dans tous les types de cellule, la plus grande variété de forme d'une espèce à l'autre.

Selon nous, la cellule spermatique des crustacés a la signification d'un spermatozoïde adulte, quand elle est arrivée au terme de sa différentiation dans les organes mâles. Cette cellule est alors aussi profondément différentiée que le spermatozoïde filiforme qui est considéré comme mûr chez le mâle d'autres animaux. Jusqu'au moment où des observations positives nous feront connaître les modifications qu'elle subit ultérieurement, nous n'avons aucun motif d'admettre que sa maturation ne s'achève que dans les organes femelles. Nous ne regardons nullement ce dernier fait comme impossible; mais nous présumons que, si le spermatozoïde des décapodes se modifie encore avant la fécondation, ses modifications doivent être d'ordre tout-à-fait secondaire. Tout au plus la tête peut-elle s'allonger un peu dans certains d'entre eux, pour prendre la forme de la FIG. **536**, par exemple. C'est du moins ce qui résulte de nos observations chez le

Carcinus mœnas, ainsi que chez le *Pagurus Bernhardus*. Chez le *Carcinus*, nous avons observé le spermatozoïde assez près du moment de la fécondation pour écarter l'hypothèse de sa transformation en un filament. Sous ce rapport, nos observations ne confirment pas celles de Hallez, pas plus que celles de P. Mayer (1). Ce dernier admet que chez l'*Eupagurus* la queue se forme très tard; mais cette prétendue queue n'est autre chose, d'après ses figures, que le noyau ou la tête; elle a pris la forme allongée que nous lui connaissons chez le mâle des pagurides, fig. **496**, **521**, **536** et autres. Cette forme un peu effilée du spermatozoïde ne constitue nullement une transition au spermatozoïde filiforme, car la portion plasmatique, celle qui constitue la queue de ce dernier, ne prend jamais chez l'*Eupagurus* la forme d'un filament; le noyau seul est un peu allongé. Or la forme allongée du noyau n'est qu'une des nombreuses formes que peut revêtir cet élément dans les décapodes et les animaux en général.

Nous sommes donc, sur ce point, complètement d'accord avec Grobben. L'observation très concluante qu'il a faite chez l'*Astacus* pendant la ponte, prouvent suffisamment que les « cellules rayonnantes » des anciens auteurs sont bien des spermatozoïdes adultes.

Comparaison des spermatozoïdes.

Le seul caractère commun que l'on puisse assigner aux spermatozoïdes des décapodes est tiré de leur genèse; leur noyau supporte toujours une portion achromatique dérivant de la vacuole du cytoplasme.

C'est ce caractère qui donne aux spermatozoïdes de tout ce sous-ordre, à part le groupe des carides, l'air de famille qui leur est commun. La variété des produits de la différentiation de cette vacuole, ou pour mieux dire de tout le cytoplasme, et du noyau est cependant assez grande, comme on a pu en juger : la forme de la vésicule hyaline et ses dimensions; la présence ou l'absence de la perforation apicale, de la tigelle et des prolongements radiés; l'existence ou le manque, la persistance ou la disparition de la vésicule secondaire; enfin la forme variable du noyau, sont autant de traits qui peuvent caractériser le spermatozoïde de chaque espèce sans masquer le facies particulier qu'il revêt chez tous les animaux de ce groupe.

Rappelons ici que les spermatozoïdes d'une même espèce, voire aussi

---

(1) P. Mayer. *Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden*; Jenaische Zeitsch. f. Naturw., 1877.

d'un même individu, peuvent présenter des différences de détail assez accentuées dépendant d'un écart dans le développement d'une ou de plusieurs parties de la cellule.

État des spermatozoïdes.

Nous avons vu que GROBBEN considère comme un spermatophore le cordon visqueux qui, chez certaines espèces, remplit le canal déférent et enrobe les spermatozoïdes; il admet par conséquent que tous les décapodes produisent des spermatophores.

Comme le savant professeur de Vienne, nous avons remarqué parfois cette couche périphérique d'un aspect particulier qui, d'après lui, serait un produit de sécrétion élaboré dans les portions moyenne et inférieure du canal déférent. Mais ce détail, nous l'avons déjà dit, ne suffit pas pour donner à ce corps le caractère d'autonomie des productions auxquelles nous croyons devoir réserver le terme de spermatophore. Dans tous les cas, ce filament, remplissant toute la lumière du canal déférent, n'est à nos yeux qu'un sperme très consistant; il est susceptible d'être émis en plusieurs portions, aussi bien que les spermes les plus fluides et le plasma qui, dans d'autres espèces, charrie les vrais spermatophores.

Ainsi, nous distinguons, parmi les décapodes, des espèces qui n'ont pas de spermatophores et des espèces qui en possèdent.

Le premier groupe comprend les animaux que nous avons déjà indiqués, à la p. 121.

Le second comprend toutes les autres espèces que nous avons examinées; toutes possèdent une multitude de capsules à paroi résistante, qui se partagent les spermatozoïdes et qui sont de vrais spermatophores.

Ces capsules sont de deux espèces. Les unes sont libres dans la lumière des canaux testiculaires; les autres sont fixées par leur base à la paroi du canal déférent. Les premières s'observent chez les brachyures; les secondes chez les macroures en général, et chez un brachyure, la *Porcellana*.

La formation des spermatophores est de plus intéressantes.

GROBBEN en a assez bien saisi la marche générale. Mais ses figures ont trait surtout à l'anatomie du canal déférent, dont il fait une étude très détaillée et très complète. Pour ce qui concerne la production ou l'élaboration des spermatophores, dans ce canal il se montre au contraire avare de détails, et surtout de figures.

L'exposition détaillée de nos observations ne sera donc pas superflue.

Mais, avant d'étudier la genèse des spermatophores, disons un mot de la substance visqueuse qui contient les spermatozoïdes dans les espèces qui sont dépourvues de ces corps.

Cette substance à l'aspect hyalin de la gélatine gonflée par l'eau, mais elle est loin d'en avoir la fragilité. Elle est au contraire visqueuse et tenace; ses propriétés la rapprochent plutôt de la soie des larves d'insectes et des arachnides; comme cette substance, elle attire les matières colorantes, et surtout le carmin. Cependant cette affinité est en général moins marquée que dans la soie proprement dite.

Rien ne nous empêche d'admettre avec Grobben que l'enveloppe, dont la partie inférieure du filament est souvent garnie, soit un produit différent de celui qui est excrété dans les régions plus élevées du tube et qui forme le corps du filament. Mais, d'autre part, rien ne nous oblige à adopter cette manière de voir; on pourrait se demander avec autant de raison si la couche extérieure ne dérive pas plutôt de l'action d'un ferment, ou d'un autre agent chimique, sur le premier produit de sécrétion. Quoi qu'il en soit, nous n'avons jamais observé qu'un nouveau produit venait s'ajouter au premier.

Nous avons remarqué que le plasma filant apparaît dans les régions moyenne et inférieure du canal, avant de se montrer dans la région supérieure. Ainsi chez l'*Astacus fluviatilis*, au début de la saison de reproduction, c'est-à-dire en juillet et en août, on trouve généralement la portion tout à fait supérieure dépourvue de ce liquide hyalin; le tube est seulement rempli de spermatozoïdes, baignés d'une très petite quantité de plasma fluide. Plus tard, au contraire, la substance épaisse et réfringente s'élève jusqu'au testicule et, vers le mois de décembre, nous en avons constaté la présence dans l'intérieur même de tous les acinis, chez la plupart des individus, FIG. 416.

La production du plasma visqueux est un acte physiologique qui se produit spontanément dans les cellules épithéliales du canal déférent, à une certaine époque de l'année; ce n'est pas la présence des spermatozoïdes qui en provoque l'accomplissement. Ce fait est facile à constater en examinant le contenu des canaux avant l'époque de la reproduction; on trouve alors leur partie inférieure obstruée par le plasma, mais complètement dépourvue de spermatozoïdes.

Spermatophores.

Passons à l'étude des spermatophores, et, tout d'abord, disons un mot de la méthode que nous avons suivie dans nos recherches sur ces singulières productions.

Il est nécessaire avant tout, pour étudier la structure des spermatophores, de les isoler et de les débarrasser du plasma opaque qui remplit le canal déférent. Ce résultat ne s'obtient qu'imparfaitement par la simple dissociation ; l'application d'une solution alcaline, au contraire, dissout instantanément le plasma et libère les spermatophores.

Mais la potasse, la soude et leurs carbonates ont le défaut d'attaquer rapidement les spermatozoïdes, et même de gonfler les capsules. L'eau de chaux est d'un usage plus approprié ; elle respecte davantage les spermatophores et leur contenu, tout en dissolvant très rapidement le plasma. Nous exprimons dans une goutte de ce liquide le contenu du canal déférent, et nous l'étendons le mieux possible avec des aiguilles. Chez les macroures, nous prolongeons l'action de la chaux jusqu'au moment où il ne demeure plus qu'un peu de substance granuleuse entre les spermatophores; le réactif est alors enlevé et la préparation neutralisée par une solution acide. Le plus souvent nous faisons usage de la solution mixte de vert de méthyle et de safranine, additionnée d'un peu d'acide acétique.

Cependant il ne suffit pas d'examiner les spermatophores extraits de leur tube ; l'étude de leur genèse exige qu'on les observe dans leur position naturelle, à l'intérieur même du canal déférent. Les coupes microtomiques de ce canal peuvent seules réaliser ces conditions d'observation. Ce n'est pas sans difficulté qu'on les obtient, car cet objet devient cassant par la fixation et l'enrobage. Nous avons expérimenté différentes méthodes de fixation (1); mais, après quelques tâtonnements, nous sommes revenu à l'emploi de notre solution mercurique habituelle (2). En divisant les pièces à enrober en tronçons très courts, on peut obtenir d'assez bonnes coupes à la paraffine ; surtout si l'on prend la précaution d'enduire, avant chaque section, la surface de la pièce d'une mince couche d'un mélange de collodion (100 p.) et d'essence de girofle (5 p.). Mais l'enrobage à la celloïdine fournit de meilleurs résultats.

(1) Nous saisissons l'occasion de rendre un hommage de gratitude à notre savant ami, Mr Salvatore Lo Bianco, qui, a mainte reprise, nous a expédié de Naples des matériaux préparés d'après nos indications.

(2) Voir Première partie, p. 57.

1° Capsules libres.

Ce genre de spermatophores se rencontre, avons-nous dit, chez la généralité des *Brachyures*.

Les carcinides, les maïdes, les portunides en fournissent de bons exemples; tout le monde les connaît d'ailleurs pour les avoir eus sous les yeux au cours de ses études élémentaires d'anatomie comparée.

Tous ces spermatophores présentent la même structure, et à peu près la même forme. De tous les brachyures que nous avons pu examiner au laboratoire de Mr Dohrn, la *Porcellana platycheles*, seule, fait exception sous ce rapport; Grobben avait déjà rangé cette espèce parmi les décapodes à spermatophores pédiculés.

Leur grandeur seule est très variable. Dans le même individu, elle oscille entre des limites fort larges, et son volume moyen varie beaucoup d'un individu à l'autre. C'est dans la *Lupa hastata* que nous avons noté la dimension moyenne la plus faible.

Il nous suffira d'étudier la structure et la genèse de ces spermatophores dans une seule espèce; prenons comme exemple l'*Inachus scorpio*.

Description.

Examinons dabord les fig. **722** à **727**; elles représentent des spermatophores de ce brachyure, parvenus à maturité.

La structure de ces corps est fort simple : ce sont des capsules de dimensions variables, plus ou moins remplies de spermatozoïdes, et possédant une membrane assez épaisse, très résistante et présentant souvent des couches concentriques.

Le nombre des spermatozoïdes qu'on y trouve est très variable, même dans les capsules d'égale grandeur. Ils y sont baignés d'un plasma granuleux et visqueux.

Chez certains espèces, par exemple le *Maja verrucosa* et l'*Ilia nucleus*, on rencontre parmi les spermatophores ordinaires des capsules portant des appendices effilés; mais cette particularité ne s'observe que sur les capsules de petite dimension. Nous figurons comme exemples quelques variétés de ce genre appartenant à l'*Ilia nucleus*, fig. **732**, **733**, **734**. Les grandes capsules, qui atteignent, dans cette espèce, une dimension quatre ou cinq fois plus forte que celle de la fig. **722** (*Inachus*), ne portent que très rarement ces appendices.

Genèse.

Nous concevons de la manière suivante la formation des capsules libres.

Les spermatozoïdes abandonnent le testicule, plutôt par petits groupes qu'en colonne serrée; en tout cas, les amas trop considérables qu'ils pourraient former se divisent en pénétrant dans le canal déférent. Dans ce canal, ils rencontrent le plasma visqueux et granuleux qu'y déversent les cellules épithéliales. Chaque amas s'enrobe dans une portion de ce plasma, puis s'entoure d'une enveloppe hyaline, très analogue à une membrane cellulaire, et qui semble résulter d'une transformation du plasma granuleux à la périphérie de l'amas spermatique.

La production des capsules a d'abord pour siège la partie moyenne du canal. Mais plus tard, vers la fin de la période d'activité testiculaire, on trouve les acinis eux-mêmes remplis de spermatophores de toutes dimensions; c'est ce que nous avons constaté chez les *Portunus holsatus et depurator*, le *Carcinus mœnas* et la *Lupa hastata.*

Les spermatophores des brachyures en général sont charriés par un liquide filant, d'un aspect laiteux, contenant des granules et une multitude de sphérules albuminoïdes hyalines. Ainsi que HALLEZ l'a déjà observé, ce liquide est déversé dans la partie inférieure des oviductes, où il s'accumule. On l'y retrouve sous la forme d'un coagulum caséeux. Nos observations sur le *Carcinus mœnas*, faites sur la côte de la mer du Nord, nous amènent à cette conclusion, que le coagulum spermatique demeure fort longtemps dans les organes femelles; il se dissout lentement, et sert probablement à nourrir les cellules-spermatozoïdes jusqu'à l'instant de la fécondation. Ce dernier acte doit se produire peu de temps avant la ponte, si non au moment même de la sortie des œufs.

Signalons ici un détail qui nous a paru intéressant, l'existence de capsules spermatiques bien constituées, mais vides. Les FIG. **728** à **732** en sont des exemples tirés de l'*Inachus scorpio* et de l'*Ilia nucleus.* Nous avons observé de ces plaques très fréquemment, surtout chez les individus ayant atteint toute la maturité sexuelle. A côté des capsules complétement vides, on en trouve qui ne renferment qu'un nombre de spermatozoïdes très faible, eu égard à leurs dimensions, FIG. **734**.

Ces faits indiquent que la formation des spermatophores est un phénomène indépendant de l'action des spermatozoïdes et dont tout le mécanisme réside, soit exclusivement dans le plasma élaboré par les cellules épithéliales du canal, soit à la fois dans ce plasma et dans ces cellules fonctionnant simultanément. Nous reviendrons plus tard sur ces considérations.

2° Capsules péduculées.

Description.

Les FIG. **742** et **747** représentent les spermatophores du *Pagurus callidus* et du *Clibanarius misanthropus.*

Ainsi qu'on le remarque, la capsule ovoïde un peu aplatie du premier et l'espèce de casque du second ne flottent plus librement dans le plasma spermatique, comme chez les brachyures; les récipients à spermatozoïdes sont rattachés par un pédicule à la paroi du canal déférent.

Chez les *Pagurus striatus* et *callidus*, ce pédicule est formé d'une substance hyaline, ressemblant à la soie et attirant comme elle les matières colorantes. Il s'élargit à sa base et repose sur une plaque de substance granuleuse, opaque et foncée, qui lui sert de piédestal. Dans les deux espèces que nous venons de citer, chaque spermatophore en général possède sa plaque propre, séparée de ses voisines par un sillon profond. Mais chez d'autres pagurides, chacune des plaques porte ordinairement plusieurs capsules; chez le *Pagurus Bernhardus* par exemple, le contenu du canal déférent est divisé en batteries comptant de un à six ou sept spermatophores.

A son extrémité supérieure, le pédicule pénètre toujours plus ou moins dans l'intérieur de la capsule. Il a la forme d'une tige légèrement aplatie. Sa longueur est variable d'une espèce à l'autre. Il est très long chez les *Pagurus striatus* et *callidus;* celui de la FIG. **742** doit encore s'allonger d'environ un tiers, car il n'est pas encore parfaitement mûr. Le pédicule est au contraire très court, presque nul, chez le *Pagurus Bernhardus* et les *Eupagurus Prideauxii* et *meticulosus.* Chez le *Clibanarius misanthropus* il est moyennement développé; dans cette espèce il reste toujours un peu granuleux, moins hyalin que chez les pagures.

La dispostion des spermatophores dans la portion moyenne du canal déférent est très régulière. Ces corps sont alignés les uns derrière les autres sur un seul rang, et adhèrent entre eux par les bords antérieur et postérieur de leur plaque basale, formant ainsi une chaîne continue. La FIG. **745** représente un tronçon de cette chaîne. Dans la portion inférieure du canal déférent, la coulisse est plus large et les spermatophores se placent sur plusieurs rangs.

La FIG. **735** indique la conformation particulière du canal déférent chez le *Pagurus callidus.* Sa paroi présente deux épaississements latéraux; cette disposition a déjà été indiquée par GROBBEN.

Sur la lame inférieure plus mince de la paroi repose la plaque basale des spermatophores; elle glisse sur cette partie comme dans une coulisse. Un plasma granuleux grisâtre remplit tous les vides du canal déférent, et englue les capsules et leur pédicule.

Rien de plus singulier que ce long cortège de spermatophores, qui progresse en bon ordre. Après l'application de la solution mixte de vert de méthyle et de safranine, qui communique au contenu des capsules une coloration bleue intense et teint le pédicule hyalin en un beau rouge vif, tout en laissant à la plaque basale sa couleur sombre et son opacité naturelle, il présente un aspect féerique.

Genèse.

La genèse des spermatophores pédiculés est plus compliquée que celle des capsules libres; à la formation de la capsule s'ajoute la formation du pédicule et de la plaque.

Nous exposerons la marche générale du développement des spermatophores en quelques thèses résumées, en prenant comme exemple le *Pagurus callidus*. Nous suivrons pas à pas dans cette espèce les spermatozoïdes, depuis le moment où ils quittent à l'état de liberté les acinis testiculaires jusqu'à celui où, emprisonnés dans les spermatophores, ils arrivent au bas du canal déférent. Les FIG. **735** à **745** feront connaître au lecteur les phases principales du phénomène.

1° *La colonne de spermatozoïdes, à sa sortie du testicule, rencontre dans la partie supérieure du canal déférent un plasma granuleux produit par l'épithélium de cette région; elle s'imprègne de ce plasma. Tandis qu'elle parcourt la portion supérieure déférente, ainsi que la première portion spiralée du canal, le plasma se modifie; il devient plus hyalin et plus réfringent à la périphérie, et s'organise en une gaîne qui devient la membrane capsulaire des spermatophores.*

Contrairement à ce qui se produit chez les brachyures, les spermatozoïdes, au sortir du testicule, forment une colonne compacte. Ce fait est facile à vérifier, soit sur les coupes, soit sur les organes fixés par la vapeur d'alcool sulfureux, et montés dans un milieu réfringent.

Ce n'est qu'au bas de cette colonne qu'on voit parfois quelques îlots séparés, formant comme l'avant garde, ainsi que nous l'avons observé chez un *Pagurus striatus*.

Dans les premières portions du canal, comme dans les acinis, les spermatozoïdes sont agglutinés par un liquide albuminoïde très peu abondant, à peine décelable; l'épithélium de cette région ne secrète que peu de liquide. Un peu plus bas, au contraire, et surtout dans la portion spiralée, les cellules épithéliales déversent dans la lumière un abondant plasma granuleux; des restes coagulés de ce plasma se voient dans la FIG. 735, qui reproduit une coupe transversale de la région spiralée du canal déférent. Ce sont surtout les cellules cylindriques très allongées des bourrelets longitudinaux de l'épithélium qui élaborent le plasma.

La coupe de la FIG. 735, a été pratiquée à un niveau inférieur à celui qu'atteignait en ce moment l'extrémité de la colonne; aucun spermatozoïde n'existait encore dans cette région.

A mesure que la colonne descend, elle s'imprègne de plasma; on peut en effet constater la présence de ce dernier à l'intérieur de la masse des spermatozoïdes, ainsi qu'on le voit dans la FIG. 736.

En même temps, elle paraît se consolider dans sa forme, tout en s'amincissant un peu; elle est loin de remplir toute la lumière des tubes.

Mais le plasma qui l'enrobe ne garde par les mêmes caractères que celui que lui reste extérieur : il perd ses granules et devient hyalin. C'est surtout la portion périphérique, constituant à la colonne une gaîne complète, qui prend ces caractères, ainsi qu'on le voit en *m* dans la FIG. 736. Cette gaîne prend la réfringence particulière des membranes cellulaires; elle présente souvent des traces de couches concentriques irrégulières. Cependant elle demeure pendant longtemps de consistance molle et pâteuse.

Un coup d'œil comparatif jeté sur les FIG. 736 à 742 suffit pour constater que de cette gaîne dérive la membrane capsulaire des spermatophores.

2° *Parvenue dans la section spiralée la colonne s'accole à l'un des bourrelets latéraux.*

Ce fait se constate par l'examen des coupes transversales, semblables à la FIG. 736, se succèdant en longue série, ainsi qu'à l'aide des coupes longitudinales.

3° *Entre elle et ce bourrelet se produit une accumulation du plasma granuleux qui n'a pas participé à la formation de la colonne*; *ce plasma est destiné à engendrer la plaque basale et le pédicule des spermatophores.*

Cet amas se voit en *p* dans la FIG. 736; il a la forme d'une bandelette irrégulière. A l'état frais, il est probable qu'il n'est pas séparé du reste du plasma spermatique qui remplit le tube. Sa séparation dans cette

figure est le résultat de la coagulation produite par les réactifs; telle est aussi l'origine des espaces vides que présente la lumière du tube.

4° Bientôt la colonne subit des modifications : *du côté de la lumière du tube, sa membrane se consolide, tout en s'amincissant; puis elle est refoulée vers la paroi par une série d'étranglements qui divisent la colonne en portions de grandeur à peu près égale, et dont chacune deviendra la capsule d'un spermatophore.*

La membrane s'amincit beaucoup. Cela ressort de la comparaison des FIG. **736** *m* et **737** *m*. En même temps elle acquiert des contours de plus en plus réguliers, et gagne en consistance et en élasticité; en somme, il semble que sa substance se concrète.

Pendant que se manifeste ce changement, apparaissent les étranglements. Ils sont bien avancés déjà dans les FIG. **737** et **740**. Un regard sur ces figures permet de reconnaître que chacune des portions étranglées devient une capsule.

5° *Peu après toute la colonne, avec la lame basale, change de place; la lame vient occuper la coulisse formée par la portion inférieure de la paroi épithéliale, en conservant ses rapports avec la colonne.*

Ce mouvement est facile à constater à l'aide de coupes transversales. Vers le stade de la FIG. **739**, les spermatophores occupent ordinairement la coulisse.

A plusieurs reprises, nous avons trouvé sur des coupes transversales, prises un peu plus haut que l'endroit où la colonne occupe la coulisse, deux et même trois sections de la masse spermatique. Ces sections appartenaient-elles à trois colonnes distinctes, descendant simultanément dans cette région? Nous l'ignorons, mais nous sommes plus porté à croire que la colonne spermatique se pelotonne dans cette région, ou du moins y décrit des zigzags très prononcés, de telle sorte que plusieurs de ses sections peuvent se rencontrer sur une coupe transversale.

6° *En même temps les étranglements de la colonne spermatique se complètent. Les capsules s'isolent les unes des autres, s'allongent, s'étranglent un peu à leur base et deviennent ovoïdes ou piriformes Pendant longtemps, la portion de la membrane qui constituait le fond des étranglements relie encore les capsules; mais elle finit par se briser et disparaître.*

L'achèvement du sillon d'étranglement et les changements de forme de la capsule se constatent dans la série des FIG. **737** à **742**. Dans les FIG. **738**

et **739**, la membrane qui unit la base étranglée des capsules est la portion qui formait le fond de l'étranglement. Le feuillet de la membrane colonnaire, qui était contigu à la lame basale, se retrouve tout entier sous la base des capsules; c'est lui qui en ferme la partie inférieure; il paraît ne pas contribuer à la formation de la membrane unissante. L'étranglement que subit la base des capsules a pour conséquence de diviser ce feuillet en portions distinctes. On retrouve la membrane unissante jusqu'au stade de la FIG. **741**, et même plus tard.

L'accentuation de l'étranglement des capsules a pour effet de faire proéminer le plasma basal et, avec lui, le feuillet inférieur de la membrane dans l'intérieur de la capsule. Cette proéminence est très prononcée plus tard, quand le pédicule est formé, FIG. **741** et **742**; elle porte le prolongement central qu'on observe souvent au milieu des spermatozoïdes.

La FIG. **740** a trait à un mode de scission de la colonne un peu différent de celui que nous venons de décrire, et qui s'observe fréquemment. Il ne diffère du premier que par le retard de l'apparition des étranglements sur l'édification des pédoncules dans la lame basale. Ce dernier phénomène y présente, du reste, quelques particularités dont nous dirons un mot plus loin.

C'est ici le lieu de parler de certains petits spermatophores secondaires, que l'on trouve souvent accolés à la base des spermatophores normaux, chez certaines espèces et, entre autres, chez le *Pagurus Bernhardus* et les *Eupagurus*. GROBBEN leur donne le nom de « *Nebenspermatophoren.* » Ils se forment probablement aux dépens de certains amas que des étranglements secondaires viennent isoler au fond du sillon primaire. La portion marquée *n* dans la FIG. **740** rend compte de la production de ces capsules secondaires.

7° Pendant que la colonne de spermatozoïdes se segmente, et que les capsules se transforment et s'achèvent, la lame basale présente des modifications importantes; *cette lame, formée de plasma granuleux devenu plus opaque, envoie dans chaque division, ou capsule, un prolongement de forme irrégulière.*

Du côté qui avoisine la paroi du tube, la membrane propre de la colonne, contiguë à la lame basale, demeure longtemps faible et assez mal constituée, surtout au niveau du milieu des capsules. Or, à ce même niveau, on voit apparaître une sorte de tige irrégulière et souvent ramifiée, qui semble être un prolongement de la lame basale sous-jacente, fusionnée en ce

point avec la substance de la membrane. On dirait parfois que c'est la membrane seule qui produit ce bourgeon; mais dans d'autres cas la pénétration du plasma de la lame basale est évidente. Ce fait est surtout visible chez le *Clibanarius misanthropus*, FIG. 747. Chez le *Pagurus* on n'en retrouve que des traces dans le spermatophore adulte.

8° *En même temps la lame basale s'épaissit au dessous de chaque capsule. Aù sein de ces épaississements on voit se différentier un corps cylindrique qui prend un aspect différent du plasma voisin et se transforme en une tige hyaline, analogue par ses propriétés microchimiques, à la soie des insectes et des arachnides. En s'allongeant, cette tige repousse la capsule vers la paroi opposée du canal déférent et devient le pédicule du spermatophore. La portion inférieure de chaque épaisissement conserve son opacité et constitue la plaque basale, ou le piédestal du spermatophore.*

La FIG. 737 montre le premier indice de cette accumulation de plasma sous le prolongement interne; elle est déjà plus accentuée dans la FIG. 738.

La FIG. 739 la montre plus développée encore, mais on y constate en outre la première apparition du pédicule; sous la capsule la masse de plasma revêt la forme d'une tige cylindrique à contours nets. De plus, ce plasma a pris des caractères particuliers; tout en restant plus opaque que le plasma extérieur à la lame basale, il est devenu plus clair, moins granuleux que le reste de cette lame, et présente une structure réticulée très grossière.

Dès ce moment, la lame basale est divisée en autant de portions épaissies qu'il y a de capsules et, dans chacune de ces portions, le pédicule et la plaque basale sont déjà distincts. Plus tard, l'aspect du pédicule se modifie de plus en plus; ses granules disparaissent et sa substance s'éclaircit beaucoup, en prenant l'aspect de la soie ou de l'axe du spermatophore filamenteux des coléoptères. Cependant il acquiert rarement la transparence et l'homogénéité parfaites de ces soies; ordinairement on distingue encore dans sa substance des stries et des coulées irrégulières, qui s'atténuent à mesure que le spermatophore approche de la maturité.

Ces changements dans la structure interne et la forme du pédicule sont connexes de certaines modifications chimiques qui s'y produisent. Celles-ci sont mises en évidence par l'emploi des matières colorantes et des solutions alcalines.

L'affinité du pédicule pour les matières colorantes est d'autant plus

prononcée qu'il est plus différentié. Ensuite il oppose à l'action tuméfiante et dissolvante des solutions alcalines une résistance d'autant plus grande qu'il appartient à un spermatophore plus âgé. L'eau de chaux, quand on prolonge son action pendant deux ou trois heures, y fait reparaître l'aspect grossièrement réticulé; on y voit alors des traînées trabéculaires transversales et longitudinales, FIG. **743**. Il semble donc que ces corps, bien qu'ils soient élaborés en dehors des cellules, possèdent cependant la structure réticulée, comme les membranes et d'autres produits de la différentiation directe du protoplasme cellulaire.

On trouve assez souvent chez le *Pagurus callidus* un mode un peu différent du développement de la tige, FIG. **740**. Dans ce mode, l'individualisation de chacun des pédicules est d'abord beaucoup moins complète; en effet, à côté de pédicules normalement isolés, comme le n° 1, on observe, n° 2, de gros piliers supportant plusieurs capsules et se ramifiant en autant de branches. Il est probable que cette irrégularité trouve sa cause dans la précocité de la différentiation de la lame basale par rapport à celle de la colonne de spermatozoïdes; la segmentation de la lame basale est sans doute réglée par celle de la colonne.

Signalons encore la formation de petites tiges intermédiaires qui existent souvent entre deux spermatophores voisins; on en voit des exemples dans les FIG. **740** à **742**, **744** et **745**. Ces tigelles sont ordinairement coniques et groupées en nombre variable; elles ont le même aspect et les mêmes réactions que les pédicules normaux. Le sillon qui sépare les plaques basales des deux spermatophores voisins manque ordinairement, quand ces tiges sans capsules existent.

La présence de spermatophores vides se constate chez les macroures, comme chez les brachyures. Le *Pagurus callidus* en fournit de curieux exemples. Nous avons reproduit dans la FIG. **745** un tronçon de la partie tout à fait inférieure de la chaîne, chez un pagure n'ayant point encore atteint la maturité sexuelle; la chaîne descendait jusqu'à un centimètre de l'orifice génital. Ainsi qu'on le remarque, la disposition des pédicules y est la même que dans la FIG. **740**; mais les tiges y sont plus avancées que dans cette figure.

Les capsules sans spermatozoïdes ne sont pourtant pas vides; elles sont partiellement remplies d'un plasma granuleux, accumulé dans leur portion centrale. C'est le même plasma qui baigne les spermatozoïdes des capsules pleines; seulement dans ces dernières il est moins abondant.

Outre ce plasma, les capsules contiennent un grand nombre de trabécules apparemment solides, qui rayonnent de l'axe de la capsule vers la membrane, et soutiennent cette dernière. Ces trabécules paraissent n'être que des ramifications du prolongement interne, dont nous avons signalé la formation au début de l'organisation du spermatophore. On peut aussi constater leur présence dans les capsules remplies, mais avec peine; il nous semble que dans ces dernières cet échafaudage interne est beaucoup moins développé.

L'intérêt qui s'attache à l'existence des capsules vides chez les brachyures est doublé chez les macroures, à cause de la grande complication de ces éléments.

Si l'on ignorait le processus de la formation des spermatophores, on pourrait croire que ces capsules vides sont destinées à être ultérieurement remplies de spermatozoïdes; mais la description que nous en avons donnée suffit pour écarter cette hypothèse. D'ailleurs la pénétration des spermatozoïdes à travers la membrane résistante de la capsule serait un fait surprenant. Sans aucun doute, ces spermatophores sont des productions avortées, par suite du manque de coïncidence entre la formation du plasma dans la portion inférieure du canal déférent et l'arrivée des spermatozoïdes dans cette région.

Remarques sur le mécanisme de la formation des spermatophores.

Le lecteur qui nous aura suivi jusqu'ici aura trouvé étranges et tout à fait insolites les faits que nous avons décrits. En effet, la formation des spermatophores, telle que nous venons de l'exposer, est un phénomène qui paraît sortir complétement des processus génétiques ordinaires. Si ces corps dérivaient directement d'une ou de plusieurs cellules, il y aurait lieu de voir seulement dans leur genèse un cas particulier de la différentiation protoplasmatique. Ce cas serait intéressant, à cause de la structure singulière des spermatophores, mais il rappellerait la formation de certaines membranes cellulaires compliquées.

Nous avons vu que telle n'est pas leur origine.

Ils naissent au sein d'un plasma sécrété par les cellules épithéliales. On les voit se former dans ce liquide visqueux, même en l'absence des spermatozoïdes, presque comme des cristaux se produisent au sein d'une solution saturée.

Comment expliquer cette formation?

Nous nous bornerons à émettre à ce sujet quelques considérations qui nous paraissent avoir une certaine valeur : elles ont trait à la véritable nature du plasma granuleux qui engendre les spermatophores.

Ce plasma peut-il être comparé, au point de vue de sa constitution, à la simple solution d'un corps colloïde? Nous ne le croyons pas. Le plasma générateur des spermatophores possède une constitution plus compliquée, sa genèse le prouve.

Nous avons indiqué plus haut les cellules qui produisent ce plasma; ce sont celles qui tapissent les portions moyenne et inférieure du canal déférent chez les pagurides, et surtout celles qui constituent les deux bourrelets latéraux, FIG. 735 et 736.

Le travail de ces cellules ne se réduit pas à déverser dans le canal déférent, par un simple phénomène de diffusion ou d'osmose, un liquide plus ou moins concentré; l'excrétion des produits qui constituent le plasma est un phénomène d'un autre genre. Les cellules épithéliales se remplissent de produits qui s'accumulent dans des vacuoles, ou se montrent sous forme d'enclaves semi-liquides, FIG. 736. En même temps, leur protoplasme paraît se désorganiser profondément; c'est la conséquence de la multiplicité des vacuoles et des enclaves qui s'y développent. Leur membrane aussi se détruit par places; il en résulte que le protoplasme se fusionne de cellule à cellule. Enfin les noyaux eux-mêmes participent à ces modifications. Ils prennent sous l'action du vert de méthyle une coloration homogène, fait qui est constant dans les noyaux altérés; de plus ils présentent une forme irrégulière et ratatinée. A l'extrémité interne de ces cellules, il se produit de bonne heure une déchirure qui permet aux produits accumulés et à l'enchylème de se répandre dans la lumière du canal déférent, en entraînant des lambeaux du réticulum. Ces faits se remarquent dans la FIG. 736. On y voit l'extrémité déchirée des cellules se perdre dans une masse ayant encore l'aspect du protoplasme réticulé. Celle-ci, à son tour, passe insensiblement à un magma granuleux, qui n'a plus l'aspect réticulé, mais qui est rempli de coulées et de zones plus ou moins foncées.

En d'autres termes : *le plasma générateur des spermatophores est du protoplasme encombré de produits albuminoïdes, expulsé des cellules épithéliales et qui, dans la lumière du canal déférent, se modifie encore au point de perdre l'aspect extérieur du protoplasme réticulé.*

Cette conclusion est très importante au point de vue de l'interprétation du processus qui nous occupe.

En effet, si, tout modifié qu'il est, le plasma générateur est encore du protoplasme, on doit admettre qu'il possède les propriétés caractéristiques de la matière vivante, et qu'il peut encore présenter les phénomènes de nutrition et de différentiation que l'on observe dans le protoplasme normal.

Dès lors, il est permis de considérer la formation des spermatophores comme un cas particulier de la différentiation protoplasmatique; les différents phénomènes qu'elle présente rentrent dans une catégorie de faits bien connus des cytologistes, et leur étude se trouve rattachée à l'histoire générale du protoplasme.

Ainsi, la formation de la gaîne de la colonne spermatique imprégnée de plasma, comme l'apparition de la capsule des brachyures, seraient des phénomènes analogues à la formation de la membrane cellulaire ou de la cuticule; l'aspect de cette gaîne rappelle du reste celui des membranes, et ses couches concentriques ne font que rendre plus évident le rapport existant entre ces deux productions. Cette analogie est plus sensible encore dans le spermatophore d'un autre animal, la *Scolopendra dalmatica*; la membrane y présente, comme nous le verrons plus loin, la structure typique des membranes cellulaires.

Le pédicule se formerait également par une différentiation particulière, au sein du même plasma; la plaque basale serait la portion la moins différentiée. Le pédicule, comme la membrane capsulaire, présente une structure interne qui rappelle celle des produits de la différentiation directe du protoplasme. Nous avons signalé, en effet, l'aspect réticulé qu'il prend sous l'influence de l'eau de chaux, ainsi que celui qu'il présente naturellement pendant sa formation, FIG. **739**, **741** et **743**.

Enfin, la portion du plasma qui ne participe pas à la formation des pédicules offre, en certains endroits, une structure nettement réticulée. Entre les spermatophores, la partie qui résiste longtemps à l'eau de chaux est sillonnée de gros filaments parallèles, rappelant assez bien la structure réticulée du protoplasme, FIG. **742**.

Quant aux phénomènes de l'étranglement et de la scission de la colonne, nous ne savons trop comment en interpréter le mécanisme. Mais on pourraient les rapprocher des phénomènes semblables que l'on observe dans les cellules; la sténose de la colonne, étant donnée la signification que nous attribuons au plasma, n'est pas plus étrange que la sténose des cellules. Elle serait au contraire tout à fait mystérieuse, si le plasma spermatique était une simple solution d'albuminoïdes.

En dernière analyse, la genèse des spermatophores n'est donc, selon toute apparence, qu'un cas spécial de la différentiation protoplasmatique. La membrane, le pédicule et la plaque représentent du protoplasme plus ou moins modifié, au point de vue de sa structure intime et de sa constitution chimique. Mais ces phenomènes ont cela de particulier que la masse de protoplasme est préalablement expulsée de la cellule, et s'en sépare dans un état de désorganisation assez profonde, mais en gardant cependant ses propriétés essentielles, et surtout la faculté de se différentier.

Deuxième groupe : Carides.

Diverses espèces ont fait l'objet de nos recherches dans cette famille, entre autres les suivantes :

Crangon vulgaris.
Crangon cataphractus.
Palemon vulgaris.
Sycionia sculpta.
Nika edulis.
Lysmata seticaudata.

Malheureusement, dans aucune de ces espèces, nous n'avons pu suivre d'une manière complète le déroulement des trois étapes de la spermatogénèse, le temps nous ayant fait défaut à l'époque où s'effectuaient les phénomènes de la première étape et du commencement de la seconde. Nous nous bornerons à exposer brièvement les résultats que nous ont fournis le *Crangon cataphractus* et la *Lysmata seticaudata*; les autres espèces citées nous paraissent d'ailleurs différer très peu de ces deux types.

Première étape.

Grobben ne nous apprend rien au sujet de la présence ou de l'absence d'un plasmodium de remplacement dans le testicule des carides. N'ayant point pratiqué de coupes dans cet organe, nous ne sommes pas en mesure de combler cette lacune avec toute la précision désirable.

Cependant les données que nous avons recueillies nous font croire qu'il y a un plasmodium de remplacement chez les carides comme chez les autres décapodes.

Sur des préparations dissociées du testicule de *Lysmata*, faites le 15 mai, nous avons trouvé un certain nombre de noyaux à nucléine fragmentée, libres dans la préparation, ou contenus, soit séparément soit par groupes, dans des lambeaux de protoplasme.

Ces mêmes préparations renfermaient de nombreuses métrocytes, de grandeur diverse, possédant toujours un riche peloton de gros filaments nucléiniens FIG. **654**, **655**; **661** à **663**. Elles subissent la segmentation binaire cinétique (1). Nous avons constatés les mêmes particularités dans toutes les espèces citées plus haut. Selon toute apparence, la première étape est donc identique chez les carides à celle des autres décapodes.

Deuxième étape.

I. Changement de forme de la cellule spermatique.

La comparaison des FIG. **656** et **660** rend compte de cette modification. Elle nous apprend : 1° que la cellule spermatique passe d'une forme plus ou moins sphérique à une forme aplatie; on trouve facilement des stades intermédiaires à ces deux figures; 2° que sur l'une des faces d'aplatissement il apparaît un appendice effilé.

Cet appendice est un prolongement du cytoplasme. Nous avons observé de nombreux stades de son développement chez le *Crangon* et la *Lysmata*. La FIG. **664** nous en montre le début : ce n'est encore qu'une simple protubérance. Ce tubercule, pour devenir l'aiguillon du spermatozoïde adulte, devra s'allonger, s'effiler et subir des modifications internes, FIG. **657**, **665**, **666** et **667**. Les FIG. **657**, **665** et **667** représentent des stades ultérieurs de son développement; il s'y montre encore comme un véritable pseudopode amiboïde, ayant la structure interne du protoplasme ordinaire. Il ne prendra que plus tard, en s'achevant, l'aspect brillant et homogène, la rigidité et l'élasticité qu'il possède à la maturité.

La FIG. **667** indique une marche un peu différente dans le développement de l'aiguillon. Le tubercule qui en représente le premier rudiment a déjà pris l'aspect brillant et la rigidité dont nous venons de parler. On voit souvent des aiguillons semblables portés par des cellules encore peu différentiées. Cependant la longeur moyenne de cet aiguillon dépasse de beaucoup celle qu'il atteint dans la figure indiquée; il peut donc

(1) Voir J. B. CARNOY : *La Cytodiérèse*, p. 309 et suivantes.

subir un accroissement considérable après avoir aquis une forme fixe et une certaine rigidité. Ce fait n'est pas surprenant; on connait en cytologie bien des faits du même genre, démontrant que des productions plasmatiques devenues regides et élastiques, peuvent encore subir un accroissement considérable et des changements de forme.

La queue des spermatozoïdes filamenteux s'accroît encore longtemps après avoir pris la forme d'un filament cristallin, phénomène qui est surtout accentué dans les grands spermatozoïdes de certains insectes et des chilopodes. La même remarque est à faire au sujet de la tigelle interne des autres décapodes. Enfin, nous avons déjà signalé chez divers décapodes, et surtout chez l'*Ethusa mascarone*, la rigidité apparente que présentent les prolongements radiés dès le début.

II. Modifications internes.

A. Noyau.

Le noyau, comme la cellule entière, s'aplatit. C'est surtout chez les *Lysmata* que ce changement de forme est prononcé. En outre il subit les modifications internes habituelles : l'élément nucléinien d'abord filamenteux, FIG. **656**, se fragmente, puis se dissout dans le plasma du noyau qui subit à ce moment une dilatation notable, FIG. **664** et **670**. Cette dissolution, comme nous l'avons déjà fait remarquer, se produit en des instants variables de l'évolution de la cellule; elle est fort en retard dans la FIG. **670**, où la différentiation du cytoplasme est presque achevée. Pendant longtemps on observe encore dans le liquide coloré du noyau traité par le vert de méthyle, des bâtonnets et granules plus foncés, restes du filament nucléinien. Plus tard, ces débris disparaissent eux-mêmes, et le noyau, rétracté et aplati, présente un aspect homogène.

Comme dans bien d'autres groupes, nous avons observé que, vers la maturité, le noyau des spermatozoïdes perd la propriété de se teindre intensément par le vert de méthyle; chez la *Lysmata* ils demeurent très pâles.

B. Protoplasme.

Nous n'avons point tous nos apaisements au sujet des modifications que présente le protoplasme. Voici les faits que nous avons constatés.

1° Une volumineuse vacuole se voit souvent sous le noyau, FIG. **664**, **668** et **669**. Selon toute apparence, elle prend naissance dans le protoplasme, comme chez les autres décapodes. C'est du moins ce qu'indiquent les FIG. **664** et **669**. Cependant nos observations sur ce point ne nous satisfont pas complétement; nous avons eu sous les yeux trop peu de stades semblables à la FIG. **696**. Le stade de la FIG. **668** est au contraire très fréquent; malheureusement, à lui seul il ne permet pas de décider avec certitude si la vacuole naît dans le protoplasme ou si elle dérive du noyau. GROBBEN croit que la vacuole des carides apparaît dans le noyau, comme chez les squilles. Nous inclinons vers l'opinion contraire, mais ce point réclame de nouvelles investigations.

Quoi qu'il en soit, cette vacuole n'a qu'une existence éphémère; elle ne tarde pas à se résorber ou à crever, et il n'en reste pas de trace dans le spermatozoïde mûr. Après sa disparition FIG. **659** et **671**, comme avant sa formation FIG. **657** et **666**, on trouve sous le noyau un bourrelet de cytoplasme.

2° De même que dans les autres groupes, le protoplasme de la cellule spermatique devient hyalin et se réduit beaucoup.

Chez le *Crangon* il n'en reste, sur la face inférieure du noyau, qu'un disque mince et, sur l'autre face, une pellicule plus mince encore, au centre de laquelle s'élève l'aiguillon, FIG. **659**. Chez la *Lysmata* le disque inférieur déborde le noyau sur tout son pourtour, FIG. **672**; en outre la membrane qui recouvre la face supérieure du noyau est souvent plus épaisse que chez le *Crangon*, et porte de fines stries rayonnant à partir du point d'insertion de l'aiguillon.

Troisième étape.

Le spermatozoïde des carides a la forme d'un disque un peu bombé, portant au centre de sa face convexe un aiguillon plus ou moins long et effilé.

Le disque contient le noyau, entouré des restes concrétés du cytoplasme. Ce disque correspond donc au corps du spermatozoïde de l'*Astacus*, qui renferme aussi le noyau et porte la coupe ou la vésicule.

L'aiguillon, à la maturité, présente dans son axe un espace vide limité par une épaisse membrane. A ce moment, il est le plus souvent rectiligne; pendant sa formation il présente ordinairement une incurvation plus ou moins marquée.

Les carides ne produisent pas de spermatophores.

REMARQUES.

Herrmann regarde la pointe acérée des spermatozoïdes des *Crangon* comme une formation analogue à la tigelle des autres décapodes. Nous ne pouvons partager son opinion. La tigelle, avons-nous vu, apparaît à l'intérieur d'une cavité vacuolaire; le dard au contraire se développe à la surface de la cellule. La tigelle fait défaut chez les carides, où, du reste, la vacuole disparaît sans laisser de traces. De plus, c'est au pôle opposé, au pôle antivésiculaire, que se forme le dard; dès lors, bien que la tigelle présente un mode identique d'accroissement, on ne peut accorder la même signification morphologiques à ces deux productions.

C'est dans les prolongements radiés des autres décapodes que l'aiguillon des carides trouve ses homologues. Au lieu de plusieurs prolongements, insérés sur une bandelette hyaline ceignant le noyau, le spermatozoïde de ces crustacés n'en porte qu'un seul, très volumineux, et inséré au pôle inférieur ou antivésiculaire. Aussi est-ce à dessein que nous avons figuré ces spermatozoïdes dans la position des FIG. **657** et **658**, **664** à **666** et **668** à **672** : orientés de cette façon, la pointe en bas, ils affectent la même position que nous avons donnée dans nos planches à tous les autres spermatozoïdes des décapodes.

Grobben fait au sujet de l'aiguillon un rapprochement plus exact que Herrmann : il le compare à la queue des spermatozoïdes ordinaires et il fait remarquer que le spermatozoïde des *Carides* se rapproche des spermatozoïdes filiformes.

C. Stomatopodes.

Première étape.

L'évolution des cellules-mères, à en juger par les faits que nous possédons, est identique chez les stomatopodes et chez les décapodes. Après la description que nous en avons faite chez ces derniers, il nous sera donc permis d'être fort bref dans ce chapitre

Ainsi que le figure Grobben, le testicule tubulaire des squilles contient un plasmodium périphérique, ou blastème de remplacement, identique à celui des décapodes. Cependant sur les préparations que nous possédons, et qui ont été faites en juin, il est moins abondant que chez ces derniers; on y voit seulement quelques noyaux à nucléine fragmentée, entre les métrocytes formées et la membrane propre du tube, et des traces de protoplasme

interposé. Nous n'avons pas suivi la formation des métrocytes aux dépens du plasmodium, les matériaux nous ayant fait défaut à l'époque où ce phénomène doit se produire.

Jusqu'ici nous n'avons constaté ni dans les métrocytes ni dans le plasmodium la sténose nucléaire. Cependant l'analogie nous porte à croire que ce phénomène se produit au début de la fragmentation du plasmodium. Quoi qu'il en soit, toutes les métrocytes individualisés que nous avons eues sous les yeux contenaient un filament nucléinien pelotonné. Des trois cellules représentées FIG. **673**, l'une contient un filament très long, grêle et pelotonné; la seconde en possède un moins long, mais plus gros et par suite moins chiffonné; ce stade est sans doute le premier phénomène avant-coureur de la cinèse. La troisième cellule ne contient dans son noyau que de courts bâtonnets nucléiniens dérivant de la scission du précédent filament : c'est le début de la cinèse. Ce dernier phénomène se produit en effet très activement chez les squilles; J. B. CARNOY en a décrit toutes les phases dans son mémoire sur la *Cytodiérèse* (1).

Pendant la période de prolifération active des métrocytes, la segmentation binaire cinétique est sans aucun doute le seul mode de division chez chez les squilles.

Comme partout, les cellules spermatiques sont les plus petits éléments du testicule.

Notons encore une particularité déjà signalée dans les groupes précédents, l'inachèvement de la dernière segmentation binaire. La FIG. **685** en est un exemple. Elle montre une métrocyte contenant deux noyaux dans la structure desquels on constate déjà les modifications qui, normalement, se produisent dans la cellule spermatique; la plasmodiérèse est en retard sur la différentiation du spermatozoïde.

Deuxième étape.

La FIG. **676**, nous l'avons dit, est une cellule spermatique jeune et non différentiée; rien dans sa structure n'annonce encore sa métamorphose.

Les FIG. **677** à **683** représentent au contraire quelques stades de l'évolution de cette cellule spermatique; nous les avons toujours rencontrés en grand nombre dans toutes les préparations du contenu testiculaire (2).

---

(1) L. c. pages 307 et suivantes.

(2) Ces observations ont été faites d'avril à juillet à la station zoologique de Naples.

Si l'on compare la cellule spermatique jeune FIG. **676**, au spermatozoïde achevée, FIG. **683**, on ne remarque entre ces deux éléments aucune différence de forme extérieure, aussi nous passerons immédiatement à l'examen des différentiations internes.

A. Phénomènes qui ont pour siége le noyau.

La première modification qui se manifeste dans la structure du noyau consiste dans l'apparition d'une vacuole interne, semblable à celle dont nous avons signalé la présence, dans certains cas, chez les locustiens, PL. VI, FIG. **178**. L'existence d'une ou de plusieurs vacuoles dans le noyau est une particularité bien connue des cytologistes (1). Elle s'observe surtout dans les noyaux riches en caryoplasma. Mais ces vacuoles, en général, n'ont ni signification ni destination spéciales; leur formation dans la plupart des cellules est accidentelle. Au contraire, celle qui se forme dans le noyau de la cellule spermatique des squilles joue un rôle très important pendant la formation du spermatozoïde; elle se produit dans toutes les cellules, sans exception; elle n'a donc rien de commun avec les vacuoles que l'action de l'eau ou d'autres influences hydratantes peuvent faire naitre artificiellement dans les noyaux. Son importance est égale à celle de la vacuole qui, chez les décapodes, apparaît dans le cytoplasme.

A ses débuts, la vacuole est fort petite; mais elle s'accroît beaucoup dans la suite. La FIG. **677** la représente à un stade moyen de son développement. Comme on le voit, elle est toujours appliquée par un point à la membrane nucléaire, et elle refoule vers le pôle opposé la masse pelotonnée du filament nucléinien. Petit à petit de nouvelles quantités d'eau s'y introduisent et la dilatent considérablement; aussi le noyau lui-même augmente-t-il beaucoup de volume, FIG. **677** à **680**.

En même temps le contenu solide du noyau subit des modifications. Dès le début, la masse nucléinienne, refoulée vers un pôle, revêt la forme d'une calotte coiffant la vacuole. Bientôt l'élément nucléinien se fusionne et devient homogène, FIG. **679**. La masse homogène et cupuliforme s'amincit tout d'abord et se creuse, à mesure que la vacuole se développe. Mais, à un moment donné, il se produit en son centre un mamelon qui devient de plus en plus saillant, FIG. **680** à **682**, et bientôt la cupule se transforme en un bouton proéminent dans la cavité du noyau, c'est-à-dire dans la cavité vacuolaire.

(1) Voir J. B. CARNOY. *Biologie cellulaire*. P. 246.

La FIG. 683 reproduit la forme que présente la masse nucléinienne à la maturité du spermatozoïde.

On remarque dans les FIG. 680 à 682 quelques lambeaux de protoplasme à l'intérieur de la cavité vacuolaire, ils appartiennent évidemment au caryoplasma, puisque la vacuole s'est formée dans le corps du noyau. Ce caryoplasma devient parfois assez abondant, vers la fin de la période des différentiations; c'est ainsi que, dans les FIG. 681 et 682, il constitue des cordons assez robustes qui se rattachent à la masse nucléinienne.

B. Phénomènes qui ont pour siége le protoplasme.

Le noyau de la cellule spermatique, nous venons de le dire, se dilate énormément, et cependant, chose étrange, la cellule elle-même ne s'accroît pas ou presque pas : c'est à peine si l'on peut constater une légère différence de volume entre la cellule spermatique jeune et le spermatozoïde. Ce fait trouve son explication dans la disparition progressive du cytoplasme; à mesure que le noyau se dilate, le cytoplasme disparaît; ces deux phénomènes sont connexes. Dans la FIG. 678 le cytoplasme est déjà très réduit, et dans la FIG. 679 il ne constitue plus qu'une mince enveloppe entourant le noyau, sauf en un point où celui-ci est en contact immédiat avec la membrane cellulaire. Enfin dans la FIG. 680 tout le cytoplasme a disparu; la membrane du noyau s'est appliquée exactement sur la membrane de la cellule et *s'est fusionnée* intimement avec elle.

Rappelons que nous avons signalé chez beaucoup d'animaux, entre autres chez le *Decticus verrucivorus*, les deux particularités de la résorption du cytoplasme et de la fusion des membranes nucléaire et cellulaire. Nous avons décrit également des phénomènes semblables chez les décapodes; la vacuole et le noyau s'y soudent aussi avec la membrane cellulaire, mais n'oublions pas que, chez ces crustacés, la vacuole naît au sein du cytoplasme et non dans le noyau.

Tels sont les phénoménes de la deuxième étape chez la squille; ils sont à la fois simples et intéressants.

REMARQUES.

1. Le gonflement énorme que subit le noyau et qui joue un rôle si important dans la formation du spermatozoïde doit être rapporté à l'osmose, tout aussi bien que le développement de la vacuole cytoplasmatique des décapodes.

2. La disparition graduelle du cytoplasme granuleux, pendant la différentiation du spermatozoïde; n'est pas un fait nouveau; nous l'avons signalé dans tous les groupes, et surtout chez les décapodes. Mais ce qui donne à ce fait plus d'intérêt chez la squille, c'est le développement concomitant du noyau qui finit par envahir tout le cytoplasme. En effet, chez les autres animaux, le noyau, loin de se dilater, se contracte d'ordinaire, et se réduit aux faibles dimensions de la masse nucléinienne concrétée qu'il contient.

3. Grobben est, pensons-nous, le seul auteur qui ait étudié la spermatogénèse des squilles. Comme nous l'avons vu (voir l'historique des décapodes), il a bien observé la formation d'un espace vacuolaire dans le noyau, et le refoulement de la substance solide du noyau à l'un des pôles. Mais les changements de formes de cette masse solide qui, pour nous, est l'élément nucléinien ne sont pas exactement décrits dans son travail. Cette masse ne devient jamais sphérique, comme le dit Grobben, elle reste plutôt hémisphérique. De plus, elle n'occupe à aucun moment le centre de la vésicule; elle demeure toujours accolée à la membrane. Enfin, elle ne sort pas du noyau, et la portion restante de celui-ci ne se résorbe pas; au contraire, cette portion se consolide et se dilate au point d'absorber tout le reste de la cellule spermatique.

Troisième étape.

Le spermatozoïde des squilles a la forme d'une vésicule parfaitement sphérique, limitée par une membrane assez épaisse. Cette vésicule contient un liquide hyalin, où l'on voit parfois des lambeaux de protoplasme, fig. **686**. On y remarque un bouton de substance nucléinienne, fixé à la membrane. Ce bouton est la seule partie du spermatozoïde qui se colore par le vert de méthyle. Vu de face, c'est-à-dire par le point où il est fixé à la membrane, il présente une forme régulièrement circulaire, fig. **684**; sur les vues de profil, il proémine dans la cavité de la vésicule.

En général, il est formé d'une substance homogène. Il arrive cependant qu'il contient une petite vacuole. Cette particularité, d'habitude assez rare, était commune dans un individu que nous avons examiné dans un état de putréfaction trés avancée, fig. **687**, mais dont les cellules testiculaires ne paraissaient pas altérées.

Remarquons encore que la cellule spermatique des squilles ne subit pas la réduction de volume qui s'observe généralement pendant la différen-

tiation. Elle s'accroit plutôt, mais ici, comme chez certains décapodes, cet accroisement est dû à la distension des parois, par l'accumulation d'un liquide vacuolaire. En réalité, sa portion protoplasmatique solide se réduit beaucoup, comme partout, en se transformant en substance hyaline.

Telle est la structure des spermatozoïdes les plus avancés, c'est-à-dire de ceux qui remplissent la cavité des canaux déférents et des deux pénis jusqu'à leur extrémité. C'est du pénis même que proviennent les trois spermatozoïdes des FIG. 682 à 684. Il est évident, d'après cela, que si ces cellules doivent encore subir des modifications, ce ne peut être que dans la femelle.

Dans le canal déférent, les spermatozoïdes sont enrobés par une substance albuminoïde hyaline, qui est d'abord liquide et visqueuse, mais qui se concrète et devient presque solide dans la portion inférieure du tube et dans les pénis. On peut alors extraire tout le contenu de cette portion sous la forme d'un cordon blanc assez résistant. Ce cordon n'étant qu'un coagulum de plasma spermatique, divisible, ne mérite pas le nom de spermatophore.

D. Schizopodes.

FREY et LEUCKART (1) ont étudié la formation des spermatozoïdes des *Mysis*; voici le résumé de leurs observations. Les cellules séminales primitives sont des vésicules arrondies, possédant un noyau. On voit naître à leur surface une petite éminence qui s'allonge en un tube cylindrique. Le noyau pendant ce temps ne donne pas signe de vie; on le retrouve intact pendant longtemps dans la cellule séminale qui reste encore adhérente au cylindre. Plus tard, le noyau se détruit. A ce moment, il ne reste plus de la cellule primitive que le long tube. Ce tube serait l'homologue des cellules radiées des décapodes, et c'est à son intérieur que les vrais spermatozoïdes vont se former. Il faut noter que FREY et LEUCKART partent de cette idée préconçue, admise par plusieurs auteurs, que les cellules radiées ne sont pas les spermatozoïdes des décapodes, mais représentent seulement le dernier stade de leur développement chez le mâle. C'est ce qui les porte à assimiler les tubes des *Mysis* à ces cellules radiées. Les spermatozoïdes, d'après ces deux savants, se dessinent longitudinalement dans l'axe de ces tubes. Plus tard, en s'allongeant, ils perforent sa paroi à l'une des extrémités, et se

(1) FREY et LEUCKART. — TODD's Cyclopædia. Art. *Semen*.

projettent en partie au dehors. Chaque tube forme le plus souvent un seul spermatozoïde; parfois, mais rarement, trois ou quatre.

P. J. Van Beneden (1), dans son mémoire sur les crustacés des côtes de Belgique, dit un mot en passant de la spermatogénèse des *Mysis*, et figure quelques stades de l'allongement des cellules testiculaires. Comme Frey et Leuckart, le savant professeur de Louvain admet que les spermatozoïdes naissent dans l'intérieur de ces cellules.

Les observations que nous avons pu faire dans ce groupe ont porté sur une seule espèce de *Mysis*, celle qui pullule dans l'aquarium de la station zoologique de Naples.

Première étape.

Les données que nous avons acquises jusqu'ici ne nous permettent pas de nous représenter d'une manière complète la marche de la première étape.

La dissociation des acinis testiculaires nous a mis sous les yeux des métrocytes de grandeur diverse, se multipliant activement par segmentation binaire cinétique, fig. **688** à **690**. Nous n'avons point observé de cellules multinucléées; il est donc probable que la division endogène ne se produit pas chez ces animaux. Nous n'avons pu nous assurer de l'existence d'un plasmodium de remplacement, analogue à celui des groupes voisins, les décapodes et les édriophthalmes.

Deuxième étape.

I. Changements de forme de la cellule spermatique.

Les modifications de la cellules spermatique présentent les mêmes caractères que chez les insectes; elles consistent dans un étirement, unipolaire au début, parfois faiblement bipolaire à la fin, qui a pour effet de transformer la cellule spermatique en un long tube. Ce tube, pendant qu'il s'allonge, est rarement de calibre égal sur toute sa longueur; il porte ordinairement de nombreux renflements qui lui donnent un aspect variqueux. Les fig. **694** à **697** représentent quelques stades de son développement. La dernière ne reproduit qu'un tronçon de tube destiné à donner une idée des varicosités,

(1) *Recherches sur la faune littorale de Belgique.* Mémoires de l'Académie de Belgique. T. XXXIII, p. 51.

mais celles-ci sont très souvent plus développées et plus nombreuses. Plus tard, les renflements disparaissent et le tube s'uniformise; le spermatozoïde revêt ainsi la forme d'un filament régulier. L'allongement débute parfois par la formation d'un prolongement court et mince à la surface de la cellule; d'autres fois, comme c'est le cas dans nos figures, la cellule tout entière s'allonge en gardant partout le même diamètre. On le voit, le développement de la cellule spermatique des *Mysis* ne présente aucune particularité qui n'ait été décrite maintes fois précédemment et, entre autres, chez le *Lithobius*.

II. Modifications internes.

A. Noyau.

Il subit des modifications internes et un changement de forme.

1° Les modifications internes consistent dans la fusion de tout l'élément nucléinien en une seule masse homogène qui se colore assez fortement par le vert de méthyle. On l'aperçoit, FIG. **691** à **696**, logée dans une cavité hyaline qui n'est autre que la cavité nucléaire remplie de liquide; le caryoplasma paraît entièrement liquéfié. Ce liquide dans beaucoup de noyaux, reste complètement incolore, d'autres fois il prend une faible coloration.

Nous n'avons point observé la dissolution totale de l'élément nucléinien.

2° Le changement de forme se produit à des instants divers de l'évolution de la cellule spermatique. Tantôt il débute en même temps que l'allongement de la cellule, ou même plus tôt. C'est le cas dans les FIG. **691** et **692**; il y devient piriforme comme la cellule elle-même. D'autre fois, il est beaucoup plus tardif; ainsi qu'on l'observe souvent dans les cellules dont l'étirement débute par un prolongement mince. La description de FREY et LEUCKART se rapporte sans doute à cette dernière variété de cellules spermatiques. Ces savants soutiennent que le noyau de la cellule spermatique reste intact dans le corps cellulaire, jusqu'à l'achèvement du tube, puis qu'il se détruit. Cette description est évidemment erronée, nos figures le prouvent; le noyau subit chez les *Mysis* les mêmes modifications que chez les insectes, et il peut même les subir avant l'étirement de la cellule, c'est-à-dire avant la formation du tube dont parlent les auteurs précités.

Quel que soit l'instant où elle se produit, la déformation du noyau est le signe avant-coureur d'une modification plus profonde encore de cet élément : tout en s'allongeant il se dilate. Sa membrane se distend et s'amincit; elle subit en même temps un travail de dissolution, car elle ne tarde pas à disparaître. A partir de ce moment, la masse nucléinienne nage dans une simple lacune du protoplasme, FIG. 694. Cette lacune, par la suite, se réduit peu à peu, en même temps que la cellule s'étire. Aussi, à un moment donné, la membrane cellulaire vient-elle rencontrer la masse nucléinienne, FIG. 695 et 696. Elle l'enserre petit à petit et finit par lui constituer une gaîne exactement appliquée à sa surface. A cette phase, le noyau transformé constitue la partie terminale du filament spermatique; parfois cependant il porte en avant un court appendice protoplasmatique. Le spermatozoïde ressemble alors assez bien à celui du *Gammarus pulex*, FIG. 355. Mais telle n'est pas la forme définitive du noyau : la masse nucléinienne, seul reste du noyau, s'étire à son tour en un long cordon semblable au flagellum des oniscides, FIG. 697, *b*.

B. Protoplasme.

Un filament axial se développe dans la cellule spermatique des *Mysis*. Il est très gros, FIG. 697, *a*, et se pelotonne ordinairement dans les renflements; ce fait indique que sa croissance est plus rapide que l'allongement de la cellule. Si l'on sectionne une cellule spermatique en cet état, le filament axial en sort d'une certaine longueur; ce phénomène se produit, comme chez le *Lithobius*, jusque vers la maturité du spermatozoïde.

A mesure que le spermatozoïde s'achève, le protoplasme granuleux disparaît, le tube devient hyalin, rigide et élastique.

Troisième étape.

Le spermatozoïde mûr a la même forme que celui des oniscides : c'est-à-dire celle d'un fouet. Le noyau allongé en représente la corde; le reste de la cellule, transformé en un long filament élastique, en constitue le manche ou la hampe.

Mais il est un détail qui sépare nettement les spermatozoïdes des *Mysis* de ceux des oniscides : les premiers sont isolés, tandis que les seconds sont réunis en faisceaux rigides. Chez les *Mysis*, les filaments spermatiques constituent, il est vrai, de volumineux faisceaux enroulés en spirale;

mais ces amas, très peu cohérents, se dissocient au moindre choc et ne méritent nullement l'appellation de spermatophores. Nous ignorons par quel mécanisme se fait l'enroulement et l'union éphémère de ces spermatozoïdes.

REMARQUES.

Comme on a pu le remarquer, nos résultats diffèrent en plus d'un point de ceux de Frey et Leuckart et de P. J. Van Beneden.

1° Le noyau ne se détruit pas, il persiste et constitue le flagellum du spermatozoïde; l'action du vert de méthyle met très facilement en évidence ce fait qui a échappé à Frey et Leuckart;

2° Les tubes, dont ces auteurs décrivent la formation aux dépens des cellules séminales, ne sont autre chose que les spermatozoïdes eux-mêmes; chaque tube est un spermatozoïde. Il est donc inexact de soutenir que les spermatozoïdes vrais s'organisent seulement à l'intérieur de ces tubes. Est-ce peut-être le filament axial, dont ils ne font pas mention, qui serait pour eux le « vrai spermatozoïde » ? Cette supposition n'est pas invraisemblable, car Frey et Leuckart déclarent que le plus souvent chaque tube n'engendre qu'un seul spermatozoïde.

Toutefois leur méprise peut être due à une autre cause. A en juger par leurs figures, la portion qu'ils indiquent comme les restes de la cellule séminale, éventrée par les spermatozoïdes qui en sortent à demi-dégagés, pourrait bien représenter l'ensemble de tous les flagellums nucléiniens d'un faisceau. En effet ces flagellums sont très souvent englués par une substance visqueuse; ils forment alors une seule masse compacte. La forme de cette masse rappelle assez bien celle que présentent les prétendus restes de la cellule-mère dans une des figures de Frey et Leuckart (1). Mais alors les cellules fusiformes devraient engendrer, non pas « trois ou quatre filaments », mais une cinquantaine environ, car les faisceaux en question en renferment au moins autant.

La forme spiralée et la dimension considérable que P. J. Van Beneden attribue à ses fuseaux est plus en rapport avec cette seconde explication.

3° Frey et Leuckart considèrent les fuseaux des *Mysis* comme les homologues des cellules radiées des décapodes. Cette homologie n'est pas douteuse et, sur ce point, nous sommes d'accord avec ces deux observateurs.

---

(1) Frey et Leuckart, Loc. cit.

Mais notre opinion est basée sur des motifs tout différents. Pour FREY et LEUCKART, ils sont homologues, parce que ni l'une ni l'autre de ces productions n'a la valeur d'un spermatozoïde; elles doivent l'une et l'autre engendrer ultérieurement les vrais spermatozoïdes; pour nous, au contraire, la « cellule rayonnée » des décapodes et la cellule spermatique cylindrique des *Mysis* sont homologues, parce que toutes deux constituent les vrais spermatozoïdes.

E. Cirripèdes.

Les spermatozoïdes de ce groupe sont filamenteux. Toute l'histoire de leur genèse diffère notablement de celle que nous venons d'esquisser chez les décapodes et les stomatopodes.

Nous avons étudié les quatre espèces suivantes :

Lepas anatifera.
Lepas pectinata.
Balanus ovularis.
Balanus perforatus.

Nos figures ont trait au *Lepas anatifera* et au *Balanus perforatus.*

Lepas anatifera.

Première étape.

L'évolution des cellules-mères nous est incomplétement connue chez cet animal, assez rare sur nos côtes. La segmentation binaire cinétique s'y produit; mais nous ne pouvons affirmer que ce mode de multiplication soit seul mis en œuvre parmi ses métrocytes, comme chez les décapodes.

En effet l'on distingue dans les quelques préparations dissociées que nous possédons de nombreuses cellules multinucléées, contenant de deux à huit noyaux. Les FIG. 699, 700, 706 et 707 en fournissent des exemples. Comme dans toutes les cellules multinucléées véritables, on constate que les noyaux sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux.

La présence de ces éléments pourrait être en rapport avec le processus de la formation endogène; chez les insectes que nous connaissons mieux, nous n'eussions point hésité à y voir un indice certain de ce mode de division. Mais nous avons des raisons de nous défier de cette conclusion analogique.

D'abord nous n'avons pas observé de colonies endogènes, nous n'avons pas même saisi d'indices de la plasmodiérèse dans les cellules multinucléées des *Lepas*. Ensuite, et c'est là notre motif principal, on rencontre fréquemment des cellules-mères qui engendrent plusieurs spermatozoïdes, sans subir de plasmodiérèse préalable. C'est ce qu'indiquent les FIG. **707** et **708**, qui rappellent un phénomène dont nous avons signalé la production assez fréquente, quoique anormale, chez les insectes.

Les cellules multinucléées pourraient donc bien marquer la dernière phase de la première étape, et nullement l'évolution endogénique des métrocytes.

Nous présumons cependant, à en juger par le volume des noyaux, qu'une ou plusieurs générations endogènes précèdent la naissance des cellules spermatiques; mais, en l'absence de faits positifs, nous ne pouvons nous prononcer catégoriquement sur ce point.

Ces données sur la première étape seraient complétées très facilement à l'aide de quelques coupes.

Deuxième étape.

I. Changement de forme de la cellule spermatique.

Dans beaucoup de cas, ce changement ne présente rien de remarquable; comme chez les insectes, la petite cellule spermatique uninucléée subit un simple étirement, unipolaire au début, et se transforme en un très mince filament.

Mais, nous l'avons déjà dit, les cellules-mères engendrent fréquemment, chez l'anatife, plusieurs spermatozoïdes sans subir de plasmodiérèse. La FIG. **708** le prouve : on y voit huit spermatozoïdes se développant à l'intérieur d'une métrocyte. Comme chez les insectes, nous rencontrons ici un véritable mode de formation endogène des spermatozoïdes; l'individualisation de la cellule spermatozoïde n'y précède pas la différentiation du protoplasme; elle n'en est que la conséquence. Aussi, n'y a-t-il pas lieu, dans ce cas, d'étudier le changement de forme de la cellule-spermatozoïde; celle-ci n'est complétement individualisée dans sa cellule-mère qu'au moment où elle est près de revêtir sa forme définitive et de devenir un spermatozoïde mûr.

II. Modifications internes.

A. Noyau.

Nous n'avons noté aucune particularité nouvelle pendant la métamorphose du noyau.

Tous les noyaux en différentiation que nous avons eus sous les yeux présentaient le phénomène de la dissolution de l'élément nucléinien, et non sa fusion ou son accolement en une masse solide. C'est donc le noyau tout entier qui se déforme : de sphérique qu'il était, FIG. **707**, il devient fusiforme, FIG. **705** et **708**, puis il s'étire en un mince bâtonnet. Ainsi qu'on l'observe ordinairement dans les cas où il y a dissolution de la nucléine, il paraît perdre en volume pendant sa maturation.

B. Protoplasme.

Lorsque la cellule spermatique est uninucléée, il arrive que le filament axial se montre assez tard dans le cytoplasme, FIG. **704** et **705**. D'autres fois, sa formation est plus précoce; elle peut même précéder le changement de forme de la cellule. On trouve alors ce filament enroulé à l'intérieur de la cellule spermatique encore sphéroïdale et creusée de vacuoles.

Dans l'autre cas, celui de la naissance simultanée de plusieurs spermatozoïdes dans une seule cellule, il est évident que le fil axial se découpe dans le protoplasme commun. La membrane de la cellule-mère ne participe pas à la formation des spermatozoïdes; elle est abandonnée ou, peut-être, partiellement résorbée par eux. La queue dérive alors uniquement du filament axial.

REMARQUES.

1° La formation du spermatozoïde tout entier à l'intérieur d'une cellule dont la membrane reste inutilisée est une particularité que nous avons signalée à différentes reprise chez les insectes, FIG. **68** et **69**; **156** à **158**; **166** à **168**; **180**, **181**, **190** et **220**. Ce fait constitue un véritable phénomène de formation endogène. Que la cellule-mère soit uninucléée, ou multinucléée, il importe peu; la cellule-spermatozoïde prend également naissance *à l'intérieur* d'une autre cellule, et n'en renferme pas toute la substance.

2° La formation endogène des spermatozoïdes rend parfaitement compte de l'opinion que KÖLLIKER soutenait en 1856 contre HENLE, à

savoir : que le spermatozoïde se forme à l'intérieur d'une cellule, aux dépens du noyau qui, s'étirant par l'un de ses pôles, se transforme en un filament pelotonné. La fréquence de ce mode de genèse chez plusieurs animaux, les oiseaux et certains mammifères par exemple, explique facilement cette opinion du savant professeur de Wurzbourg. Restreinte à certains cas particuliers, sa manière de voir n'était pas éloignée de la vérité; la formation de la queue aux dépens du noyau est la seule inexactitude qu'elle contienne. Mais élevée au rang de conception synthétique, de loi générale de la spermatogénèse, elle n'est évidemment pas admissible. En effet il est tout à fait certain que, dans l'immense majorité des cas, le spermatozoïde représente la cellule spermatique tout entière, modifiée seulement dans sa forme et sa structure intérieure.

Troisième étape.

Le sperme des *Lepas* est un liquide très visqueux, épais, enrobant une masse compacte de spermatozoïdes enchevêtrés. Il n'y a pas de spermatophores.

Balanus perforatus.

Première étape.

Nous avons recueilli chez les balanides les mêmes données que chez les lepadides, durant cette étape; nous pouvons nous contenter de renvoyer le lecteur aux fig. **709** à **712**.

Deuxième étape.

Elle est à peu près identique à celle que nous venons de décrire chez le *Lepas*. La formation endogène et simultanée de plusieurs spermatozoïdes dans une cellule-mère s'y observe également et s'exécute de la même manière; nous avons jugé inutile d'en reproduire le dessin. Nos figures se rapportent au mode ordinaire, celui dans lequel le spermatozoïde dérive de la simple métamorphose d'une cellule spermatique uninucléée; on y voit celle-ci subir son allongement unipolaire habituel. La fig. **712** nous apprend que la dissolution de la nucléine se produit dans le noyau spermatique des balanes; le contenu du noyau devient homogène et prend une coloration uniforme.

Les figures suivantes, fig. **713** à **717**, montrent le noyau dans un état tout différent : l'élément nucléinien n'y est plus répandu également dans toute sa cavité; il s'est concrété en une masse, de forme assez variable et séparée de la membrane nucléaire par un espace vacuolaire hyalin.

Ces apparences sont susceptibles de deux interprétations. La masse nucléinienne pourrait être le produit de la fusion ou de l'accolement des bâtonnets, phénomène que nous connaissons. Mais elle pourrait être également le résultat d'une concrétion secondaire de l'élément nucléinien, préalablement dissout, comme dans la FIG. **712**; de cette concrétion résulterait la formation de la vacuole interne de ces noyaux.

L'inclusion partielle de cette vacuole dans la masse chromatique et son faible développement dans la FIG. **715** s'accordent bien avec cette dernière hypothèse.

Nous possédons du reste des exemples évidents d'une concrétion secondaire de l'élément nucléinien; nous aurons plus tard l'occasion de les mettre sous les yeux du lecteur.

La vacuole du noyau n'occupe pas toujours la même position par rapport à l'axe d'allongement de la cellule; d'où résulte la variété des images que présente ultérieurement la partie renflée de la cellule, FIG. **718** à **721**. Si la vacuole se produit à l'extrémité supérieure du noyau, FIG. **713** et **714**, on la retrouvera tout à fait à l'extrémité antérieure du spermatozoïde, position qu'elle occupe très souvent chez beaucoup d'animaux, FIG. **719**. Si elle occupe une position latérale, FIG. **715** et **716**, elle donnera lieu plus tard à des images semblables aux FIG. **720** et **721**; elle n'est plus alors en avant, mais sur les côtés du bâtonnet qui, à ce stade, représente l'élément nucléinien.

On trouve parfois cette vacuole au centre même du noyau FIG. **717**; dans ce cas, l'élément nucléinien ne constitue qu'un anneau, à peu près comme chez le *Phalangium longipes* FIG. **298**. Cet anneau devra s'ouvrir et donner lieu à diverses formes de l'élément nucléinien, en particulier à la forme de la FIG. **718**, dans laquelle la vacuole occupe une position intermédiaire à celle des FIG. **713** et **716**.

La différentiation de la cellule spermatique présente encore bien d'autres variétés de détail que nous passerons sous silence, parce que nous avons eu l'occasion de les étudier ailleurs.

Troisième étape.

Même remarque que pour le *Lepas anatifera*.

I.

Myriapodes.

Chilognathes.

Comme nous l'avons dit dans la première partie de ce travail, les spermatozoïdes globuleux de beaucoup de chilognathes offrent plus de ressemblance avec ceux des crustacés qu'avec ceux des chilopodes.

Tels sont ceux des genres *Glomeris*, *Julus* et *Polydesmus*, que nous avons eu l'occasion d'étudier. Fait assez étrange! le genre *Blaniulus* si voisin du genre *Julus* par les caractères extérieurs, s'en distingue par quelques différences dans la structure du testicule, et surtout par la forme filamenteuse des spermatozoïdes.

Tous les éléments testiculaires, et l'organe lui-même, sont d'une extrême petitesse dans cette sous-classe; c'est assez dire que leur genèse et leur évolution son difficiles à suivre. A notre connaissance, aucun observateur n'a décrit la spermatogénèse des chilognathes. FABRE signale la ressemblance de leurs spermatozoïdes avec ceux des crustacés décapodes, et nous apprend que dans les genres *Polyxenus* et *Craspedosoma* ils sont au contraire filiformes. Il les a vus dans le mâle et dans la femelle; dans le premier, ajoute-t-il, ils étaient parfois contenu dans une vésicule; c'est la seule indication qu'il nous donne concernant leur formation.

Glomeris marginata.

Première étape.

Les FIG. **748** à **752** ont rapport à cette étape, qui ne comprend que les phénomènes fort simples de la segmentation binaire.

Notre point de départ ne sera pas la métrocyte primordiale; l'étude de l'embryon eût seule pu nous en faire connaître l'origine et la première évolution. Nous partirons des métrocytes qui remplissent les acinis testiculaires de l'adulte.

La FIG. **748** représente la coupe transversale, à peu près équatoriale, d'un de ces acinis. Une épaisse couche de métrocytes en tapisse la paroi propre; la lumière est remplie de cellules spermatiques en évolution.

Le volume des métrocytes décroît de la périphérie au centre; on peut en conclure que la cytodiérèse est plus active dans les couches internes que

dans les couches périphériques. D'ailleurs, les métrocytes en division, FIG. 751 et 752, se rencontrent surtout dans les premières; nous n'en avons jamais observé dans les couches les plus externes. Aussi ne pourrions-nous dire si la segmentation binaire y est invariablement cinétique, ou si la caryosténose y précède la caryocinèse comme chez les crustacés. L'apparence fragmentée de l'élément nucléinien de ces cellules, FIG. 749, rend pourtant l'existence de ce dernier fait assez vraisemblable.

Quoi qu'il en soit, l'élément nucléinien des métrocytes reprend la forme filamenteuse à un moment donné, et la cinèse s'y produit, FIG. 751 et 752. La plasmodiérèse y suit de près la division nucléaire; jamais on ne trouve de cellules multinucléées.

En dissociant les acinis on obtient assez souvent des amas de quatre cellules, groupées régulièrement comme celles de la FIG. 752. Ce sont évidemment des cellules issues d'une même métrocyte et qui ont conservé une certaine adhérence. Certains groupes cuboïdes de huit cellules indiquent que les plans de division sont parfois orientés suivant le rythme typique de la plasmodiérèse de l'œuf, fait qui du reste se produit souvent dans les amas méristématiques des cellules testiculaires, chez les crustacés, par exemple, mais dans ces derniers la mobilité de tout l'organe et l'entassement des cellules le rendent à la fois plus rare et plus difficile à constater.

Deuxième étape.

I. Changement de forme de la cellule spermatique.

On peut suivre dans les FIG. 753 à 758 quelques phases de ce phénomène, d'ailleurs peu compliqué : de globuleuse qu'elle était, la cellule spermatique devient ovoïde, puis s'aplatit un peu et prend la forme régulière d'une navicelle.

II. Modifications internes.

A. Noyau.

Le noyau subit d'abord des changements de forme identiques à ceux que présente en même temps la cellule, FIG. 754 et 755. Puis, à un moment donné, sa membrane se dissout et son contenu se mêle au cytoplasme; on trouve alors des fragments nucléiniens dispersés dans toute la cellule. Ces bâtonnets, en tout temps, présentent peu d'affinité pour le vert

de méthyle; mais plus tard, après la dissolution de la membrane nucléaire, cette affinité diminue encore. Il est assez difficile à ce moment de distinguer les corpuscules nucléiniens au milieu des granules du cytoplasme.

B. Protoplasme.

Il ne présente que des modifications d'aspect : d'abord légèrement granuleux, il devient hyalin et presque homogène; aussi les fragments nucléiniens y sont-ils assez distincts, quoique peu colorés.

Troisième étape.

Les spermatozoïdes les plus achevés que l'on rencontre dans le canal déférent de la *Glomeris* revètent la forme de la FIG. **758**. Ils ressemblent étonnemment à des psorospermies naviculaires. Dans tous ceux que nous avons observés minutieusement, les fragments nucléiniens existaient encore et se trouvaient tantôt dispersés dans toute la cellule, tantôt encore groupés près du centre.

Il n'y a pas de spermatophores.

Polydesmus complanatus.

Première étape.

Elle parait identique à celle des *Glomeris*. La segmentation binaire cinétique s'y produit; mais la sténose s'y montre aussi parmi les plus grandes métrocytes, la FIG. **760** en offre un bel exemple.

Deuxième étape.

Les cellules spermatiques et les spermatozoïdes du *Polydesmus* sont d'une petitesse extrême, les FIG. **763** à **768**, dessinées sous un grossissement plus fort que celui dont nous avons fait usage habituellement (1/12,5), permettront au lecteur d'en juger; aussi, les modifications de la cellule y sont-elles difficiles à suivre. Le seul stade que nous ayons rencontré est celui de la FIG. **764** : le noyau a pris la forme d'une lentille biconvexe, présentant un espace central vide. En réalité il est formé de deux cupules de substance nucléinienne, accolées par leurs bords. Cette forme du noyau nous la retrouvons à la maturité du spermatozoïde; mais alors tout le cytoplasme a disparu et le spermatozoïde parait être un noyau

libre. Nous n'hésitons pas cependant à lui attribuer la valeur d'une cellule; la résorption totale du protoplasme n'est sans doute qu'apparente, comme chez la squille. Il est d'ailleurs peu abondant aux stades précédents, et l'on conçoit que la condensation qui se produit ordinairement dans la cellule spermatique, vers la fin de son évolution, le réduise à une membrane trop mince et trop hyaline pour être encore discernable à la surface du noyau coloré.

Troisième étape.

Le spermatozoïde à maturité revêt la forme d'une lentille biconvexe, ayant le centre vide. Ce vide représente la cavité nucléaire; l'élément nucléinien fusionné est divisé, chez le *Polydesmus*, en deux masses cupuliformes. Il arrive assez fréquemment que ces deux cupules se séparent, FIG. **767**; dans ce cas, on peut souvent constater la présence d'un très léger rebord achromatique s'élevant du pourtour de la cupule. Nous nous sommes demandé si ce clivage est normal ou accidentel; mais jusqu'ici nous n'avons pu résoudre cette question d'une manière certaine. Cependant le sperme du canal déférent lui-même ne contenait, dans tous les individus que nous ayons fouillés, qu'un petit nombre de cupules séparées; la lentille biconvexe intacte serait donc la forme adulte parfaite. Si le clivage était normal, il constituerait un mode tout particulier de diérèse nucléaire et cytoplasmatique.

Les spermatozoïdes des *Polydesmus* sont les plus petits que nous connaissions chez les arthropodes, il en est sans doute peu qui soient plus petits dans tout l'empire organique. La FIG. **766** représente la section optique de l'un d'eux, dessinée sous le grossissement considérable de 1/12,5, à la chambre claire la hauteur de la table du microscope. La FIG. **768** reproduit la même cellule en relief, dessinée avec le même système grossissant, mais au niveau du pied du microscope (Stativ IV Zeiss).

Iulides.

La première étape ne présente aucune particularité remarquable chez les *Iulus*; elle ne diffère pas de celle des *Glomeris*. L'étude de la deuxième étape y présente des difficultés aussi grandes. Nous avons recueilli quelques faits chez deux espèces que nous n'avons pu déterminer avec certitude, ainsi que chez le *Iulus sabulosus*.

Iulus, première espèce (noire).

La FIG. **769** est une cellule spermatique de cette espèce. Son noyau, aplati, a pris l'aspect homogène habituel provenant de à la dissolution de la nucléine.

Les figures **770** à **772** reproduisent des spermatozoïdes arrivés à maturité. La FIG. **770** est une vue de face, et la FIG. **771** une section optique. Ces deux figures rendent compte de la structure du spermatozoïde. Il se compose d'un disque nucléinien solide supportant une vésicule hyaline, hémisphérique, analogue à la vésicule des décapodes. Sur son pourtour, le disque nucléinien donne insertion à deux rebords achromatiques circulaires et superposés. La FIG. **772** reproduit un spermatozoïde renversé, c'est-à-dire vu par sa face inférieure, qui est concave.

Iulus, deuxième espèce (bistre).

Les spermatozoïdes de cette espèce sont un peu plus grands, la FIG. **773** en représente une coupe optique verticale. Ces éléments se groupent souvent d'une manière particulière; ils forment des amas discoïdes de grandeur très variable, analogues aux empilements des globules du sang. La FIG. **774** est la reproduction d'un de ces amas, légèrement écrasé par le couvre-objets; la pression lui a donné une forme régulièrement circulaire. Mais à l'état naturel les rebords qui regardent le centre arrivent presque à se toucher; le groupe ne constitue donc pas un disque parfait, mais bien un segment de spirale.

Iulus sabulosus.

Dans cette espèce, la vésicule qui donne au spermatozoïde la forme d'un chapeau comme dans les espèces précédentes, contient une tigelle hyaline, FIG. **775**, analogue à celle des décapodes. Ce détail nous autorise encore davantage à rapprocher les spermatozoïdes des iules de ceux des crustacés de ce groupe. Comme dans la FIG. **505** du *Pagurus*, par exemple, cette tigelle touche la paroi supérieure de la vésicule.

Vu de face, ce spermatozoïde ne diffère de ceux des précédentes espèces que par la présence d'un nodule central, représentant la section optique de la tigelle, FIG. **776**.

Blaniulus guttulatus.

Le testicule présente des acinis latéraux, comme chez les *Glomeris*, et contrairement à ce qu'on observe chez les iules. La FIG. **777** montre la

coupe d'un de ces acinis. A l'époque où il nous fut loisible d'entreprendre l'étude de *Blaniulus*, le testicule ne contenait plus que des filaments spermatiques à maturité. Les cellules qui tapissent la membrane propre de l'acini représenté sont probablement des cellules-mères. D'autres acinis contenaient, outre la couche de cellules épithéliales, quelques cellules libres de même dimension, mêlées à d'autres plus petites et éparses dans la cavité. Selon toute apparence, la première étape ne présente que la répétition des phénomènes signalés dans les genres *Glomeris* et *Polydesmus*. Les spermatozoïdes, à l'époque où nous les avons étudiés, ne prenaient aucune coloration par le vert de méthyle; nous avons signalé le même fait à la maturité des spermatozoïdes chez les insectes. Ces éléments sont d'ailleurs très gros et raides, FIG. **778**; sous l'action des liquides étrangers ils s'enroulent deux ou trois fois sur eux-mêmes.

Chilopodes (*suite*).

Ce n'est pas sans regret que nous nous sommes vu obligé de publier, dans la première partie de ce travail, le chapitre des *Chilopodes*, sans avoir pu examiner aucun représentant de l'importante famille des *Scolopendrides*. Mais l'emploi des matériaux frais, auquel nous nous sommes astreint dans nos recherches, exige la possession de nombreux individus vivants; condition qu'il est assez difficile de réaliser en Belgique pour cette famille.

Un séjour forcé à Capri nous a permis de combler cette lacune; nous avons pu y étudier à loisir la *Scolopendra dalmatica* qui pullule dans cette île. Les résultats de nos observations nous ont paru intéressants; ils sont nouveaux, car personne jusqu'ici n'a rien publié sur la spermatogénèse de ce groupe.

Nous avons employé dans ces recherches les méthodes qui ont été exposées p. 122 et suivantes.

Scolopendra dalmatica.

Première étape.

Le contenu des multiples utricules testiculaires de cette espèce est constitué comme celui du cæcum unique du *Lithobius*. Pendant la période de repos de l'organe, il se compose de grandes métrocytes munies de prolongements parfois très développés. Ces éléments, entassés sans aucun ordre, remplissent complétement la lumière du tube. Aussi bien que chez le *Lithobius*, les coupes microtomiques sont ici de peu d'utilité; la dissociation du

contenu, exprimé avec les précautions indiquées p. 40 (première partie), et la fixation par l'acide osmique ou la vapeur d'alcool sulfureux, constituent pour cet objet le procédé de préparation à la fois le plus simple et le meilleur. L'opacité de ces métrocytes indique de préférence l'emploi de l'alcool sulfureux et d'une solution conservatrice glycérinée.

Le volume des cellules, à cette époque, est très variable; la plupart sont énormes; c'est ainsi que, malgré ses dimensions déjà considérables, la cellule représentée FIG. 779 n'atteint guère que le volume moyen de ces éléments; il en est qui la dépassent d'un bon tiers. Par leur forme irrégulière et par leurs prolongements elles rappellent les métrocytes du *Lithobius*, mais, sous d'autres rapports, elles en diffèrent notablement. Leur protoplasme présente un aspect différent; il est beaucoup plus solidement réticulé, plus granuleux et souvent muni des corpuscules albuminoïdes assez gros. Mais c'est leur noyau surtout qui possède une structure tout autre que celui du *Lithobius* (1). Chez ce dernier, on se le rappelle, tout l'élément nucléinien, très peu abondant, est rassemblé dans un nucléole-noyau, espèce de noyau en miniature, contenu dans le caryoplasma très riche du noyau proprement dit.

Chez la scolopendre, ce qui frappe d'abord c'est la richesse de l'élément nucléinien. Ensuite, comme le montre la FIG. 779, les corps nucléiniens ne sont plus localisés dans un nucléole-noyau; ils sont répandus dans toute la cavité nucléaire. Nous disons les corps nucléiniens : en effet, dans la plupart des cellules examinées pendant la période de repos, l'élément nucléinien est divisé en fragments analogues à ceux de l'*Astacus*, mais toujours plus allongés. Ils se colorent avec beaucoup d'intensité. Un nucléole plasmatique existe presque toujours à côté des fragments nucléiniens.

Plus tard survient pour ces cellules une période de multiplication active. A ce moment le filament nucléinien paraît se reconstituer et prend l'aspect de la FIG. 300 de J. B. CARNOY (2). Comme le fait remarquer ce savant, il demeure toujours irrégulier et bosselé. Il ne tarde pas à se fragmenter en bâtonnets caryocinétiques.

La division de ces cellules se fait toujours par segmentation binaire cinétique; nous n'y avons jamais observé de cellules multinucléées ni de sténoses nucléaires. Nous n'avons pas remarqué non plus chez la scolopendre

(1) Pour plus amples détails sur le noyau des lithobies et de la scolopendre, voir J. B. CARNOY : *Biologie*, p. 236 à 238; *Cytodiérèse*, p. 201 à 209, 298.

(2) Voir sur la cinèse des cellules de la scolopendre : J. B. CARNOY. *La Cytodiérèse*, p. 302 à 309.

cette variété dans les détails de la plasmodiérèse qui signale la fin de la première étape chez le *Lithobius*; la dernière segmentation donne toujours naissance à des cellules spermatiques présentant une forme globulense normale, et l'élongation de ces cellules ne s'indique pas avant l'achèvement de cette division. Cependant nous y avons vu des chaînes de cellules spermatiques encore faiblement adhérentes; la FIG. **780** représente une de ces chaînes, encore persistante après les débuts du phénomène de l'élongation cellulaire et de la métamorphose du noyau.

Les cellules spermatiques présentent assez uniformément le volume des FIG. **780** à **784**, c'est-à-dire un volume relativement considérable; leur protoplasme est moins granuleux et plus finement réticulé que celui des grandes métrocytes. Nous ignorons ce qui se passe dans le noyau de ces cellules aussitôt après la caryocinèse. Le filament nucléinien se reconstitue-t-il? Nous l'ignorons, et J. B. CARNOY ne tranche pas cette question difficile. Quoi qu'il en soit, quelque temps après la dernière cinèse, les noyaux spermatiques se dilatent un peu; dès lors l'élément nucléinien, moins resserré, devient plus distinct et se montre sous la forme de fragments semblables à ceux des métrocytes, FIG. **781**. Plus tard, tous ces fragments irréguliers quittent complétement le centre du noyau et se disposent contre sa membrane. Si l'on met au foyer du microscope la surface du noyau, on obtient alors l'aspect de la FIG. **782**. Si au contraire on l'examine en coupe optique, on a sous les yeux l'image de la FIG. **783** : le centre ne contient que du caryoplasma et des vacuoles; à la périphérie, contre la membrane, se voient les sections des fragments nucléiniens. On remarquera que ces fragments ne sont pas homogènes; ils possèdent évidemment une structure interne que nous n'avons pu résoudre; la même remarque a déjà été faite à propos des crustacés. Ces divers détails se constatent aisément sur les coupes microtomiques; ils se retrouvent dans beaucoup de métrocytes, aussi bien que dans les cellules spermatiques jeunes.

I. *Changement de forme de la cellule spermatique.*

Deuxième étape.

Comme chez le *Lithobius*, la cellule spermatique subit un étirement, unipolaire au début, qui la transforme en un long filament. Au cours de ce phénomène, elle présente souvent un aspect variqueux très irrégulier, FIG. **780**, **791** et **795**; d'autres fois, elle garde une forme cylindrique régulière.

En tous cas, ces tranformations aboutissent toujours à la formation d'un filament spermatique parfaitement régulier et effilé à ses deux extrémités, FIG. **801** et **802**.

II. Modifications internes.

A. Noyau.

Le noyau sphéroïdal de la cellule spermatique subit une série de métamorphoses qui le transforment en un corps effilé à l'un des bouts, et tordu en spirale.

La FIG. **785** montre le premier stade de ce changement; le noyau s'est allongé un peu et a pris la forme ellipsoïdale.

Cette modification s'est produite aussi dans la FIG. **786**; mais l'évolution du noyau y a fait un pas de plus; une facette plane s'accuse à l'un des pôles. Cette facette nous permet d'orienter notre noyau d'une manière déterminée; le pôle portant la facette est toujours le pôle postérieur, la série des FIG. **786** à **799** le prouve. Aussitôt après l'apparition de la facette, qui est d'ailleurs précoce, l'allongement du noyau prend un caractère unipolaire FIG. **786** et suivantes.

Les mêmes figures permettent de faire une autre remarque; elles montrent en effet que l'allongement du noyau marche en sens inverse de celui de la cellule. Dans le noyau, c'est l'extrémité antérieure amincie qui s'écarte du niveau occupé par le plan de la facette; dans la cellule, c'est l'extrémité postérieure ou caudale qui s'éloigne surtout de ce même plan.

Après avoir pris la forme cylindro-conique, FIG. **791**, le noyau passe à celle d'une tige dont l'extrémité postérieure demeure toujours nettement coupée par la facette, et dont l'extrémité antérieure, d'abord mousse FIG. **786** et suivantes, s'effile et devient très aiguë FIG. **793** à **799**. L'allongement se poursuivant, le noyau atteint sa longueur définitive, indiquée par la lettre *t* dans la FIG. **801**. Mais là ne se borne pas le changement du noyau. Déjà même avant le stade de la FIG. **798**, un autre phénomène se décèle : la torsion du noyau sur son axe. C'est bien, en effet, à un mouvement semblable qu'il faut recourir pour expliquer les divers aspects représentés dans les FIG. **797** à **801**. A en juger par ces images, la spirale qui forme la tête du spermatozoïde n'est pas une spirale d'enroulement, mais une spirale de torsion axiale.

Signalons encore deux détails ayant trait aux changements morphologiques du noyau. D'abord la formation casuelle d'un léger rebord circulaire à son extrémité antérieure; ce détail n'a jamais qu'une existence passagère,

FIG. 792; ensuite l'apparition d'un rebord analogue, mais plus élevé et ayant la forme d'une collerette, à l'extrémité postérieure, c'est-à-dire autour de la facette plane. Ce dernier anneau est plus fréquent que le premier, et a aussi une existence plus longue; il finit également par disparaître.

Passons à l'étude des modifications internes du noyau.

Revenons d'abord au noyau de la cellule spermatique jeune que nous avons décrit et représenté dans les FIG. 780 à 783. Les fragments nucléiniens si développés qu'il contient, à ce stade, sont destinés à s'effacer comme c'est la règle la plus générale dans les spermatozoïdes; ils semblent se dissoudre dans le caryoplasma liquéfié. On les voit d'abord se gonfler beaucoup, tout en gardant leur forme irrégulière; ce stade se rencontre fréquemment, nous ne l'avons pas figuré. D'autres fois, tout en se gonflant, ils se transforment en corpuscules arrondis, FIG. 783.

Dans les deux cas, le liquide qui remplit la cavité nucléaire commence à se colorer sous l'influence du vert de méthyle, et la teinte qu'il prend se fonce à mesure que les fragments nucléiniens disparaissent. On distingue encore ces derniers pendant longtemps, malgré la coloration du liquide nucléaire, et souvent on remarque qu'ils prennent la forme de filaments grêles et chiffonnés, ainsi que l'indiquent les FIG. 784, 785 et 786. On se demande si les corps irréguliers des cellules jeunes, FIG. 781, ne contiennent pas, dès le principe, un filament grêle ramassé en peloton serré. Cette hypothèse expliquerait facilement leur structure hétérogène, dont il a été fait mention plus haut, p. 210.

Mais tôt ou tard ces corps s'évanouissent; pendant un certain temps le contenu du noyau demeure encore granuleux, mais bientôt il devient parfaitement homogène et hyalin.

Souvent on observe pendant la dissolution de la nucléine un fait assez singulier : nous faisons allusion à la formation d'un amas de substance chromatique au fond du noyau, contre la facette postérieure; il est représenté en noir dans les FIG. 786, 787, 788, 791 et 794. On croirait qu'il se produit dans ces noyaux une reprécipitation de l'élément nucléinien. Cet amas se montre parfois avant la disparition des fragments primitifs, FIG. 786.

Un autre détail, très fréquent dans le noyau spermatique de la scolopendre, consiste dans l'apparition d'une ou de plusieurs vacuoles. Ce phénomène se produit ordinairement vers la fin de la dissolution des corps chromatiques, tantôt plus tôt, tantôt plus tard. Dans certains cas il n'apparaît qu'une seule vacuole, d'autres fois il s'en forme quatre ou cinq. Le lieu de

leur formation est variable aussi, les FIG. **788** à **790**, **792** à **796** le prouvent. Le plus souvent il s'en développe une au sommet du noyau; en tout cas, c'est en ce point que, tôt ou tard, toutes doivent se rencontrer et se fusionner. La production de ces vacuoles semble être le résultat d'une rétraction de la partie nucléinienne du contenu nucléaire ou, si l'on veut, de la séparation d'une certaine quantité de liquide aqueux. Cette rétraction est surtout sensible lorsqu'elle se fait régulièrement, c'est-à-dire quand une seule vacuole se développe au pôle antérieur du noyau, comme c'est le cas dans les FIG. **790** et **793** à **796**.

Bien que très fréquente, cette particularité n'est cependant pas générale; plus d'un noyau atteint sa forme définitive sans avoir présenté de vacuole. L'élimination de l'eau qui s'amasse dans les vacuoles a peut-être pour résultat de régler soit le volume du noyau ou tête du spermatozoïde, soit la concentration du liquide nucléinien visqueux que cette partie contient.

Rappelons-nous que, chez certains animaux, l'on observe indifféremment d'un noyau à l'autre soit la fusion de l'élément nucléinien en une masse solide, soit sa dissolution dans toute la cavité nucléaire comme chez la scolopendre. Dans le premier cas, il se produit simultanément un vide entre la membrane du noyau et la masse nucléinienne qui est loin d'en occuper toute la cavité. Dans le second cas, ainsi que nous l'avons vu chez les insectes, et surtout chez le *Gammarus pulex*, le noyau subit d'ordinaire une réduction de volume. Le noyau, ou la tête du spermatozoïde, est moins volumineux que le noyau de la cellule spermatique. Chez la scolopendre cette réduction s'effectue à l'aide des vacuoles. Celles-ci en effet disparaissent toujours avant l'achèvement de la tête. La torsion du noyau qui survient paraît hâter leur résorption.

Ces faits tendent à faire admettre que la vacuole dont nous avons fait l'étude chez les orthoptères dérive aussi du noyau : on se rappelle que nous avons laissé indécise la question de son origine. Mais cette remarque ne peut nullement donner la certitude sur ce point, car, même chez la scolopendre, il pourrait se faire qu'une vacuole cytoplasmique, située, comme c'est le cas dans une des cellules de la FIG. **793**, à l'extrémité antérieure du filament, se trouve plus tard accolée au noyau et présente ainsi la même disposition que si elle dérivait de ce dernier. Ce cas semble même réalisé dans la cellule spermatique que nous représentons FIG. **796**. On y voyait le noyau en forme d'obus surmonté de deux vacuoles superposées; l'une inférieure était certainement interne et dérivait du noyau ; l'autre, supérieure, dérivait du protoplasme ;

tout en faisant corps avec le noyau, elle était séparée de la première par une solide cloison hyaline et semblable à la membrane nucléaire.

B. Protoplasme.

La transformation du protoplasme en une substance hyaline élastique et la formation d'un filament axial sont des phénomènes qui se retrouvent dans l'évolution de la cellule spermatique chez un grand nombre d'animaux; dans la scolopendre, comme dans la lithobie, il faut y ajouter l'apparition d'une spirale pariétale extrêmement fine. Les premiers vestiges du filament axial apparaissent à des époques indéterminées et variables. Il présente cette particularité chez la *Scolopendra dalmatica* de s'accroître avec rapidité et, par suite, de s'enrouler un grand nombre de fois dans l'intérieur de la cellule, FIG. **791** et **795**. On en reconnaît aisément la portion antérieure, plus épaisse, qui se rattache au noyau; la partie restante, plus grêle, forme un nombre variable d'anses s'enroulant capricieusement autour de la portion antérieure et même parfois autour du noyau. Comme chez la lithobie et le géophile, il se forme ordinairement des espaces vacuolaires dans le cytoplasme pendant la formation du filament; les renflements et les vides disparaissent plus tard en s'égalisant et, en même temps, le fil axial se déroule. Au lieu d'un écheveau tel que celui des FIG. **791** et **795**, on ne trouve plus que quelques boucles dans les restes des renflements, FIG. **797**; ces boucles elles-mêmes ne tardent pas à s'effacer, et le filament se rectifie sur toute sa longueur, FIG. **801**.

La spirale apparaît très tard, elle est d'une finesse extraordinaire, FIG. **802**, et par conséquent fort difficile à distinguer. Sa formation présente les mêmes particularités que chez le *Lithobius*.

Troisième étape.

La FIG. **802** représente l'extrémité antérieure d'un spermatozoïde à maturité; comme on le voit, la présence d'un noyau, ou tête, spiralé et très volumineux le différencie des spermatozoïdes du *Lithobius*.

On trouve les spermatozoïdes contenus dans des spermatophores vésiculeux, qui s'organisent dans la partie inférieure du canal déférent.

Les deux FIG. **803** et **804** sont des coupes optiques d'un de ces spermatophores, observé dans deux positions différentes. Elles rendent compte de la

forme de ces sacs, en même temps que de la structure de leurs parois. Ils se composent de deux parties : l'une inférieure, conique, à paroi relativement mince; l'autre supérieure, allongée dans un sens, de manière à dépasser en avant et en arrière, mais non sur les côtés, le diamètre du cône inférieur; en outre, sa paroi est épaisse et présente des stries radiales.

Mesurés dans le sens de la FIG. **803**, ces spermatophores ont de 1 à 1 1/2 millimètres. Les deux FIG. **803** et **804** ont été prises à la chambre claire avec l'oculaire 1 et l'objectif *A* (ZEISS), la lentille inférieure de ce dernier étant enlevée.

La structure de la paroi de ces capsules est remarquable. Ce n'est pas sans surprise qu'en examinant cette enveloppe avec le faible système amplifiant *D* (ZEISS), on lui reconnaît la structure typique des membranes cellulaires. La FIG. **805** *a*, *b*, *c*, reproduit cette membrane, prise à différents niveaux. En *a*, nous avons représenté la surface de la partie renflée du spermatophore. Les points dont est parsemée cette surface correspondent aux stries radiales de la membrane, indiquées dans la FIG. **803**.

Si l'on fait descendre l'objectif, on obtient l'aspect représenté en *b*, c'est-à-dire celui d'un réticulum extrêmement grossier, portant des épaississements aux points d'entrecroisement de ses trabécules. Ce réticulum tapisse la face interne de la membrane à stries radiales.

Plus bas enfin, en *c*, on a sous les yeux, du côté interne, la masse de spermatozoïdes enroulés en paquets spiralés; nous en avons fait abstraction dans notre dessin. Du côté externe, on remarque la coupe optique de la membrane; on y voit les longues et régulières trabécules radiales qui lui donnent son aspect strié. Ces trabécules parallèles s'élèvent de chaque point d'entrecroisement du réticulum qui tapisse la face interne de la membrane, et dont la coupe optique est visible aussi en *c*.

Ce sont bien là, mais portés à des proportions colossales, les détails que l'on observe sur beaucoup de membranes cellulaires, entre autres sur celles d'un grand nombre d'œufs et des cellules épithéliales de l'intestin des oniscides. (1)

Le temps nous a fait défaut pour élucider complétement la genèse de ces curieux spermatophores. Nous croyons cependant avoir reconnu un fait important : la formation de ces corps n'est pas un phénomène de différentiation directe du protoplasme. En effet, nous avons trouvé dans la

(1) Voir J. B. CARNOY. *Biologie cellulaire*, p. 199 et suivantes.

partie inférieure renflée du canal déférent, des paquets massifs, formés d'un grand nombre de faisceaux de spermatozoïdes ayant à peu près les mêmes dimensions que les capsules et plongés dans un plasma granuleux. Or ce plasma renfermait, un peu plus bas, cinq ou six spermatophores achevés. Ces observations nous autorisent à rapprocher les spermatophores de la *Scolopendra dalmatica* de ceux des crustacés décapodes, et à considérer leur formation comme un phénomène du même ordre.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE IX. (Isopodes : Fig. 357 à 381.)

Grossissements : Fig. 357 et 359 : *Obj.* D, *Oc.* 1.
Fig. 358, 360 à 367, 369, 370 à 375 : *Obj.* 1/12, *Oc.* 4.
Fig. 379 à 381 : *Obj.* 1/12, *Oc.* 1.

Asellus aquaticus.

FIG. 357. Testicule entier, traité par la vapeur d'alcool sulfureux et monté dans la solution glycérinée. Les dernières fournées de spermatozoïdes ont quitté les trois cœcums; on en voit encore plusieurs tout au bas. Il ne demeure dans les cœcums que les restes désorganisés des cellules pariétales.

FIG. 358. Un des îlots de protoplasme de la figure précédente, entourant un noyau et destiné à reconstituer bientôt une cellule normale.

FIG. 359. Testicule traité comme le premier. Les cellules pariétales reconstituées forment un épithélium assez régulier. Cet épithélium est interrpmpu à la base du deuxième cæcum, et un peu plus haut dans le premier, par un groupe de cellules plus petites, dont le noyau contient un filament nucléinien. Ce groupe constitue la plage de prolifération, lieu d'origine du méristème spermatique; elle doit s'étendre encore un peu plus vers le bas, surtout dans les cæcums supérieur et inférieur.

FIG. 360. Une des cellules pariétales reconstituées; son noyau, comme ceux des figures 357 et 358, contient l'élément nucléinien apparemment à l'état fragmenté.

FIG. 361. Noyau touché par l'aiguille; ce choc lui a donné une forme allongée et a fait apparaître un faisceau de filaments coloré par le vert de méthyle.

FIG. 362. Petites métrocytes à nucléine fragmentée, provenant de la portion inférieure du cumulus, qui est redevenue quiescente. Les noyaux contiennent un petit nucléole plasmatique.

FIG. 363 à 367. Métrocytes de la plage de prolifération dont le novau présente divers degrés de la reconstitution des filaments nucléiniens.

FIG. 368. Cæcum légèrement écrasé : toute la partie gauche et la moitié supérieure de la partie droite sont tapissées de grandes cellules pariétales qui n'entreront pas en division. La moitié inférieure de la partie droite représente la plage de prolifération. Les petites cellules qui la tapissent dérivent des grandes cellules qui, précédemment, occupaient cette plage comme tout le reste du tube. Le cumulus des métrocytes prolifératives n'est pas très riche. Sa moitié inférieure contient des cellules qui, à en juger par l'apparence fragmentée de leur élément nucléinien, sont

retournées pour quelque temps à l'état quiescent; sa moitié supérieure, à nucléine filamenteuse, produira la prochaine fournée de spermatozoïdes. Cette fournée n'est pas la première, car des spermatozoïdes achevés sortent par l'extrémité rompue du cæcum.

FIG. **369**. Groupe de métrocytes prises dans le cæcum de la figure **359**, à l'endroit, indiqué par la flèche, où débute la prolifération. Certaines d'entre elles contiennent un filament nucléinien bien reconstitué. Ce fait indique peut-être que les grandes cellules pariétales ont subi la cinèse dès le début de leur entrée en action. Toutefois cette conclusion, basée sur le volume de ces cellules, n'est point rigoureuse; il n'est pas prouvé que ces cellules n'ont pas subi antérieurement la sténose.

FIG. **370**. Une des plus petites métrocytes du cumulus.

FIG. **371**. Métrocytes de la partie quiescente du cumulus méristématique; leur élément nucléinien repasse à l'état filamenteux. Elles sont tirées du cœcum de la figure **368**.

FIG. **372**. Métrocytes semblables; forme pelotonnée de l'élément nucléinien.

FIG. **373**. Chaîne résultant de l'inachèvement de la plasmodiérèse des dernières métrocytes.

FIG. **374**. Noyau d'une cellule marginale des plus volumineuses.

FIG. **375**. Cellule marginale.

FIG. **376**. Coupe longitudinale de la partie supérieure du cæcum. Les cellules pariétales, en certains endroits, commencent à se fusionner les unes avec les autres. Le noyau de l'une d'elles, à droite, est en sténose; son nucléole se divise aussi en deux moitiés reliées encore par un mince pédicule. Les métrocytes qui remplissent la lumière sont venues de la plage de prolifération située plus bas.

FIG. **377**. Coupe transversale d'un cæcum semblable, dont la lumière contient un massif déjà plus compact de métrocytes.

FIG. **378**. Coupe transversale passant par la portion supérieure d'un cæcum pendant la période de surcroît d'activité qui précède la fin de la première étape; tous les noyaux sont en cinèse; on y remarquera la disposition parallèle des tronçons nucléiniens.

FIG. **379**. Coupe transversale d'un cæcum pendant la période de fusion. Les cellules spermatiques ont perdu la régularité et la netteté de leurs contours; elles se délimitent mal du plasma coagulé qui les sépare. De plus, elles s'unissent entre elles et avec les cellules pariétales fusionnées par des prolongements radiés. A droite de la figure, plusieurs se sont entièrement confondues en une seule masse plasmatique contenant les noyaux.

FIG. **380**. Coupe transversale pratiquée dans un cæcum plus avancé. La masse de noyaux et de protaplasme, résultant de la fusion plus ou moins complète des cellules spermatiques, ou des dernières métrocytes, et des cellules pariétales s'est divisée en îlots localisés au-devant de chacun des noyaux pariétaux. A gauche et en haut de cette figure, se voit encore une figure caryocinétique.

FIG. **381**. Coupe longitudinale d'un cæcum semblable. Elle montre que les îlots de la figure précédente ne sont pas des colonnes longitudinales, mais des massifs correspondant réellement aux noyaux pariétaux; chaque îlot formera un faisceau de spermatozoïdes.

PLANCHE X. (Isopodes : Fig. 382 à 407.)

Gr. : Fig. **382** à **384** -- **404** à **407** : 1/12, 1.
Fig. **385** à **395** — **397** à **403** : 1/12, 4.
Fig. **396** : *A*, 1.

Asellus aquaticus.

FIG. **382**. Coupe longitudinale d'un cæcum montrant un stade ultérieur de l'évolution des îlots de la figure précédente : les noyaux commencent à s'étirer par un pôle; un filament nucléinien coloré s'en échappe et se continue avec un filament plastinien qui se forme au sein du plasmodium. En outre, du côté de la lumière du tube, la portion de protoplasme qui revient à chaque noyau est à présent bien délimitée, et leur ensemble donne au futur faisceau spermatique l'aspect d'une grappe de raisins.

Du côté de la paroi du cæcum, on voit les faisceaux des filaments plastiniens, ou hampes, s'insinuer, en s'allongeant, entre les noyaux pariétaux et passer ordinairement sous eux.

A la partie supérieure de la figure, quelques cellules pariétales qui n'ont pas pris part à la formation du plasmodium, se voient encore intactes; à la partie inférieure, on distingue la portion du cumulus qui n'a point subi le regain d'activité diérétique, avant-coureur de la fin de la première étape; cette portion produira la fournée suivante de spermatozoïdes.

FIG. **383**. Coupe longitudinale; cæcum plus avancé que le précédent. Les noyaux, dont l'élément nucléinien est dissout dans le plasma nucléaire, sont devenus fusiformes; l'appendice achromatique qu'ils supportent est formé par le protoplasme qui, précédemment, les enveloppait. Les hampes sont plus développées. Les particularités des deux extrémités du cæcum sont les mêmes que dans la figure précédente.

FIG. **384**. Coupe longitudinale; stade ultérieur. Le noyau est complétement transformé et méconnaissable : il est réduit à un mince filament, fixé à l'extrémité de la hampe et pendant parallèlement à celle-ci. Il ne se distingue des hampes achromatiques que par la coloration que lui communique le vert de méthyle. Il se rattache, vers le bas des faisceaux, aux restes du protoplasme des protubérances qui entourent la portion moyenne des faisceaux.

La partie supérieure ne contient ici qu'une seule cellule pariétale à peu près intacte. La portion inférieure montre le cumulus tout entier, y compris une partie du massif composé de cellules quiescentes.

FIG. **385**. Faisceau détaché, grossissement plus fort (1/12, 4). Stade légèrement plus avancé que la figure **383**; les rapports de l'appendice du noyau et de la hampe sont mieux indiqués.

FIG. **386**. Faisceau analogue; noyau étiré en un mince filament; stade un peu plus avancé que celui de la figure **384**.

Un noyau pariétal entraîné dans la dissociation lui est resté adhérent et figure le noyau femelle des insectes.

FIG. **387** et **388**. Noyaux spermatiques en différentiation. Contrairement à ce qui se passe dans les figures **383** et **394**, l'élément nucléinien fusionné, et non dissout, constitue une masse solide ayant plus ou moins la forme d'un croissant; dans la figure **388** il présente déjà une protubérance, premier indice de l'étirement. Le reste de la cavité nucléaire, vide de nucléine, ne contient qu'un liquide incolore. Le noyau, dans ces figures comme dans les figures suivantes jusqu'à la figure **393**, est notablement dilaté.

FIG. **389** et **390**. Noyaux semblables aux précédents, mais qui n'ont pas été séparés de leur protoplasme du côté extérieur. Celui-ci se présente comme un appendice faisant suite au noyau. L'appendice en massue (voir figures **335** et **336**) sera constitué à la fois par ce protoplasme et par les restes achromatiques du noyau.

FIG. **391**. Exemple de flagellum dépourvu, à ce stade, d'appendice achromamatique; tout le protoplasme s'est concentré au-dessus du noyau qui constituera la portion terminale du flagellum. L'appendice en massue, apparemment, dérivera en grande partie du caryoplasma.

FIG. **392** et **393**. Stades ultérieurs de l'étirement de l'élément nucléinien.

FIG. **394**. Spermatozoïde isolé; stade de la figure **385**.

FIG. **395**. Spermatozoïde isolé; stade de la figure **386**. Il ne diffère de l'adulte que par l'état de l'appendice achromatique du flagellum, qui présente encore la structure du protoplasme ordinaire.

Porcellio dilatatus.

FIG. **396**. Testicule entier; coupe microtomique longitudinale, intéressant les trois cæcums et le canal extérieur commun. Le cæcum n° 1, inférieur, contient dans sa moitié supérieure un massif compact de métrocytes. Sa moitié inférieure contient des noyaux allongés, disposés obliquement de haut en bas, et contenus dans une couche de protoplasme indivis. Dans ce plasmodium pariétal, s'engorgent aussi les hampes achromatiques des spermatozoïdes dont les faisceaux proéminent librement dans la lumière du tube; ils sont à peu près au stade de la fig. **383**.

Le cæcum n° 2, moyen, présente un stade ultérieur du développement des métrocytes : la cinèse les a envahies et a donné lieu à la formation du massif plus clair, formé de cellules plus petites et d'aspect différent. Au sommet du cæcum, persiste une réserve de métrocytes semblables à celles du cæcum inférieur. Sa moitié inférieure, contre le plasmodium pariétal, contient des faisceaux de spermatozoïdes presque achevés, mais occupant encore leur place contre la paroi.

Les corps ronds qui sont dessinés dans l'axe de cette portion, malgré l'apparence contraire, ne représentent pas des métrocytes venues d'en haut, mais bien la coupe transversale des noyaux allongés qui sont adossés à la paroi postérieure du cæcum; le graveur a négligé de leur donner l'aspect du contenu nucléaire.

Dans le cæcum n° 3, supérieur, le développement des métrocytes a fait un pas de plus : leur multiplication par segmentation binaire cinétique a progressé et a engendré des cellules moins volumineuses encore que les précédentes. Les plus petites d'entre elles sont descendues, tout en continuant à se diviser dans la moitié inférieure et se sont disposées contre les couches de plasmodium avec lequel elles doivent entrer en rapport intime. Les faisceaux de spermatozoïdes qui remplissaient cette région ont été évacués. La partie supérieure contient toujours une réserve de métrocytes, *rm.*

Le réservoir commun, ou canal déférent, dans lequel débouchent les cæcums, est tapissé par les grandes cellules figurées précédemment FIG. **312**, et remplies de faisceaux spermatiques. L'extrémité supérieure des cæcums porte un appendice de forme irrégulière qui paraît n'avoir aucun rapport avec l'intérieur du tube.

FIG. **397**. Métrocyte du groupe *rm* de la figure **396**; élément nucléinien fragmenté.

FIG. **398**. Métrocyte semblable; noyau en sténose.

FIG. **399**. Métrocyte de cæcum n° 1 de la figure **396**, vers le début de la cinèse; le filament nucléinien est reconstitué.

FIG. **400**. Une des plus petites métrocytes en cinèse.

FIG. **401**. Petite métrocyte du cæcum n° 3, qui semble retournée à l'état quiescent; fragmentation de l'élément nucléinien.

FIG. **402** et **403**. Noyaux plasmodiques; le premier est en sténose.

FIG. **404**. Portion moyenne de la coupe longitudinale d'un cæcum : union de la moitié supérieure et de la moitié inférieure. Stade du cæcum n° 1 de la fig. **396**. La partie supérieure contient les métrocytes qui produiront les cellules spermatiques de la fournée suivante de spermatozoïdes. Quelques-unes ont encore l'élément nucléinien fragmenté. Mais la plupart, dans cette partie inférieure du massif, ont déjà reconstitué leur filament; l'une d'elles est même en cinèse, La moitié inférieure indique les rapports du plasmodium et des noyaux obliques avec des faisceaux de spermatozoïdes parvenus à un stade voisin de celui de la fig. **383** de l'*Asellus*.

FIG. **405**. Coupe transversale de la moitié inférieure d'un cæcum, plus avancé que les précédents, dont les noyaux spermatiques avaient déjà pris la forme filamenteuse. La partie centrale de la figure, c'est-à-dire la lumière du tube, est remplie de spermatozoïdes encore inachevés, coupés plus ou moins obliquement; on ne peut y distinguer la section des flagellums nucléaires de celle des hampes. Cette figure est destinée à montrer la disposition du plasmodium périphérique : outre une couche pariétale continue, il présente des crêtes longitudinales fortement saillantes dans le canal. Les noyaux gisent principalement dans ces crêtes. On voit les hampes

achromatiques plongées aussi bien dans les crêtes que dans les portions périphériques du plasmodium.

FIG. **406**. Coupe longitudinale; partie supérieure de la moitié plasmodique d'un cæcum vers le stade du cæcum nº 3 de la fig. **396**.

On y observe la fusion plus ou moins complète des métrocytes et des cellules spermatiques entre elles et avec le plasmodium. La présence d'un noyau en cinèse, situé à la partie inférieure droite de la figure, montre que les cellules de cette région ne sont pas toutes des cellules spermatiques ; les plus petites seules peuvent avoir cette valeur.

FIG. **407**. Coupe transversale; stade un peu antérieur à celui de la figure précédente. La fusion des métrocytes ne se produit pas encore. Le plasmodium ne se délimite pas nettement du plasma coagulé qui remplit tous les vides. Dans la partie supérieure droite de cette coupe, se voit un massif de métrocyte bien isolé, compact, semblable à une colonie endogénique. Ce n'est qu'un amas cylindrique de cellules à segmentation binaire, qui sont restées unies pendant leur descente dans la gouttière séparant les crêtes voisines.

PLANCHE XI. (Isopodes : Fig. **408** à **412**. — Amphipodes : Fig. **413**. — Décapodes : Fig **414** à **450**).

Grossissement : FIG. **408** à **412** ; **419** à **450** : 1/22, 4; FIG. **413** à **418** : 1/12, 1.

Idotea hectica.

FIG. **408**. Métrocyte. Le noyau contient des tronçons nucléiniens ; le filament est en voie de reconstitution.

FIG. **409**. Noyau de métrocyte. Stade plus avancé de la reconstitution du filament nucléinien.

FIG. **410**. Noyau d'une grande cellule spermatique, contenant un filament nucléinien.

FIG. **411** et **412**. Tronçons de cellule spermatique en différentiation ; les queues sectionnées se perdent dans le plasmodium. Dans les masses terminales qui représentent les restes du noyau, se voit un filament nucléinien lâchement pelotonné, déjà à demi-engagé dans la queue. Dans la fig. **412** deux filaments sortent de la queue : ce sont les deux branches d'une anse qui s'est trouvée entraînée dans la portion étirée du noyau.

Gammarus locusta.

FIG. **413**. Coupe transversale du cæcum testiculaire. *rm* : réserve de métrocytes ; *mp* : métrocytes en prolifération ; *pl* : plasmodium. La lumière du tube es remplie de cellules spermatiques en voie de différentiation.

Astacus fluviatilis.

FIG. **414**. Coupe d'un acini, pratiquée le 1 juillet. Une assise de volumineuses métrocytes issues du plasmodium en tapisse la paroi ; le plasmodium pariétal est peu abondant.

fl : cellule dont le noyau contient un filament nucléinien ; *fr* : cellule dont l'élément nucléinien est à l'état fragmenté; *pl* : plasmodium.

FIG. **415**. Coupe d'un acini, pratiquée le 3 août. Ses nombreuses métrocytes, gisant dans la lumière, sont nées par la segmentation binaire cinétique des grandes métrocytes qui précédemment formaient une seule assise régulière. Quelques-unes d'entre elles sont en cinèse.

pl : plasmodium; il est un peu plus abondant que dans la coupe précédente.

FIG. **416**. Coupe semblable aux précédentes, pratiquée au commencement de décembre. Cet acini ne contenait plus de métrocytes; sa lumière était remplie de spermatozoïdes mûrs, enrobés dans une masse du même plasma qui remplit le canal déférent et qui, à la fin de la saison, s'élève jusque dans les acinis. Le plasmodium a subi un accroissement considérable; ses noyaux sont beaucoup plus nombreux et plus volumineux que précédemment; plusieurs sont en sténose.

FIG. **417**. Coupe faite dans un acini appartenant à un individu sacrifié à la fin de décembre. La lumière ne contient plus que des spermatozoïdes dégénérés et des lambeaux de plasma granuleux. Le plasmodium est plus abondant que précédemment; *st* : noyaux en sténose; *cl*, deux métrocytes qui viennent de se découper dans le plasmodium; *spd* : spermatozoïdes dégénérés.

FIG. **418**. Coupe faite le 12 janvier : *cl*, *cl*, deux groupes composés l'un de trois, l'autre de quatre métrocytes qui viennent de s'individualiser au sein du plasmodium.

FIG. **419**. Portion de la coupe d'un acini au mois de juillet. Le filament nucléinien est reconstitué; ses anses prennent dans l'une des métrocytes une disposition radiée; *c* : corpuscule albuminoïde, ou Nebenkern.

FIG. **420**. Noyau plasmodique; l'élément nucléinien y est fragmenté. Les fragments ne sont pas homogènes; ils possèdent une structure interne vaguement réticulée. Des cordons achromatiques semblent les relier entre eux. Ce noyau est en sténose.

FIG. **421**. Noyau semblable au précédent, après l'action de l'acide fluorhydrique gazeux. Les fragments nucléiniens ont pris la forme de vésicules ou de tronçons de filaments grêles. Sténose.

FIG. **422**. Noyau sans sténose; même traitement.

FIG. **423**. Noyau traité de la même manière; tous les fragments sous l'action de l'acide se sont transformés en vésicules dilatées.

FIG. **424**. Noyau semblable au précédent; les vésicules accolées font l'effet d'un réticulum nucléinien.

FIG. **425**. Métrocyte en sténose; la caryosténose est terminée, et la plasmodiérèse s'opère. L'acide fluorhydrique a produit sur les deux noyaux à fragments le même effet que sur celui de la fig. **422**.

FIG. **426**. Métrocyte de première grandeur. Le filament y est en voie de reconstitution.

FIG. **427**. Métrocyte semblable; la reconstitution du filament nucléinien est plus avancée.

FIG. **428**. Métrocyte. Le filament nucléinien est complétement reformé; *c* : Nebenkern.

FIG. **429**. Cellule spermatique vue de face.

FIG. **430**. La même cellule vue de profil; elle montre que le noyau a une forme aplatie, discoïde

FIG. **431**. Cellule spermatique; *v* : vacuole très jeune. A côté de celle-ci, se voit un corpuscule albuminoïde qui est destiné à disparaître

FIG. **432**. Stade ultérieur du développement de la vacuole. Le cytoplasme de cette cellule est déjà bien réduit; au sommet de la vacuole on voit encore deux petits amas qui séparent la membrane vacuolaire de la membrane cellulaire.

FIG. **433**. Cellule spermatique plus différentiée; tout le cytoplasme qui entourait la vacuole a disparu. Une couche mince entoure encore le noyau; de la portion de cette couche, qui forme le fond de la vésicule, s'élève un bourgeon, la tigelle.

FIG. **434**. Stade ultérieur; le noyau est plus profondément modifié que dans les figures précédentes; il a pris un aspect homogène et ne montre plus de fragments nucléiniens. En dessous du noyau se voit une accumulation de substance achromatique; c'est probablement un reste du cytoplasme.

FIG. **435**. Stade analogue à la figure **433** pour le développement du noyau. Le vésicule présente une étroite perforation apicale.

FIG. **436**. Variété de cellule spermatique où la perforation a été précoce.

FIG. **437**. Développement un peu aberrant : la formation de la tigelle est très précoce; elle est déjà bien constituée alors que le reste du cytoplasme commence seulement à se différentier, et que la vacuole n'est qu'aux premiers stades de son développement.

FIG. **438**. Stade du noyau analogue à celui de la figure **433**. La tigelle est en retard, la perforation apicale a été précoce et s'est fortement élargie. Aussi, la coupe dérivant de la vésicule vacuolaire est-elle demeurée fort basse et largement ouverte.

FIG. **439**. Mode particulier et anormal du développement de la cellule spermatique ; la vacuole s'est dilatée comme d'habitude, mais ce n'est pas sa membrane achromatique, dérivant du protoplasme, qui a cédé à la pression interne, c'est le noyau; ce dernier s'est aplati et bombé. Un léger nodule se voit à l'endroit où apparaît d'ordinaire la perforation.

FIG. **440**. La perforation a été précoce et s'est largement ouverte; le cytoplasme présente un différentiation assez tardive; il en reste sous le noyau une portion assez volumineuse qui paraît destinée à former l'accumulation de substance granuleuse, signalée dans la FIG. **334**.

FIG. **441**. Coupe peu profonde; noyau homogène. contenant un globule

achromatique; celui-ci n'est autre chose que l'accumulation de protoplasme indiquée dans les figures **434** et **440**, seulement elle est ici rejetée sur le côté.

FIG. **442**. Développement exagéré de la vésicule : le feuillet externe de la membrane s'est dilaté; l'interne s'est perforé, il est visible au pied de la vésicule formée par la dilatation du premier. Le globule achromatique existe au pôle anti-vésiculaire.

FIG. **443**. Spermatozoïde mûr ou près de l'être. Vésicule close; globule achromatique; fragments nucléiniens encore visibles dans le noyau, au sein d'un liquide coloré.

FIG. **444**. Spermatozoïde mûr, de la forme la plus différentiée et la plus élégante. Le noyau homogène a pris la forme d'un coussinet servant de socle à la vésicule; *v*, vésicule hyaline; *t*, tigelle; *p*, prolongements plasmatiqnes hyalins se rattachant à la collerette qui ceint le noyau.

FIG. **445**. Développement aberrant; métrocyte qui n'a pas subi la plasmodiérèse. Les deux noyaux devenus homogènes prennent la forme incurvée des noyaux des spermatozoïdes; ils emprisonnent entre eux et la membrane un globule de protoplasme. Une seule vésicule s'est formée; elle s'est perforée et largement ouverte.

FIC. **446**. Variété de spermatozoïde mûr. Les prolongements sont peu nombreux; *a*, globule achromatique.

FIG. **447**. Autre variété : la coupe dérivant de la vésicule est largement ouverte, bien qu'assez profonde.

FIG. **448**, Spermatozoïde vu d'en haut. La collerette est très développée.

FIG. **449**. Variété de spermatozoïde mûr, ayant présenté un développement analogue à celui de la figure **439** : c'est le noyau qui forme la plus grande partie de la paroi de la vésicule; la vésicule s'est perforée.

FIG. **450**. Spermatozoïde analogue au précédent, ayant subi la fixation par l'alcool et l'enrobage par la paraffine. On remarque à l'intérieur de la vésicule une couche brillante enduisant les parois latérales : c'est un simple coagulum. La tigelle est déformée.

PLANCHE XII. (Décapodes : Fig. **451** à **589**.)

Gr. : Fig. **451** à **589**, 1/12, 4.

Homarus vulgaris.

FIG. **451** et **452**. Exemples de métrocytes de première grandeur.

FIG. **453**. Petite métrocyte.

EIG. **454**. Cellule spermatique, vacuole dans le cytoplasme, à côté du noyau.

FIG. **455**. Stade ultérieur; la vacuole s'est accolée au noyau; celui-ci, devenu homogène, s'est déformé.

FIG. **456** et **457**. Stades analogues aux deux précédents; deux vacuoles au lieu d'une seule.

FIG. **458**. Stade plus avancé; le cytoplasme a diminué; la membrane de la vacuole ne tardera plus à s'accoler à la membrane cellulaire.

FIG. **459**. Le cytoplasme s'est encore réduit; la membrane vacuolaire et la membrane cellulaire sont confondues sur une certaine étendue.

FIG. **460**. Stade ultérieur; presque tout le cytoplasme a disparu; la perforation apicale s'est produite.

FIG. **461**. Stade ultérieur; la tigelle s'est formée; la vésicule s'est allongée; sa membrane présente un épaississement autour de la perforation apicale.

FIG. **462** et **463**. Deux stades de la transformation de la vésicule; les prolongements cytoplasmatiques ont apparu.

FIG. **464**. Spermatozoïde dessiné en relief; le développement de la tigelle est moins avancé que dans les précédents.

N. B. *Toutes les figures précédentes, depuis la figure* **455**, *représentent des cellules spermatiques en coupe optique; il en est de même des figures* **465** *à* **472**.

FIG. **465**. Une vésicule secondaire existe au sommet du tube hyalin; elle est formée par le dédoublement de la paroi de ce tube.

FIG. **466** Spermatozoïde semblable au précédent; la paroi de la vésicule secondaire dégénère.

FIG. **467**. Spermatozoïde dont le tube hyalin reste court, parce que la perforation apicale a été précoce; la vésicule primaire s'est clivée sur toute sa surface; la petite coupe représente le feuillet interne de sa paroi. Ni tigelle, ni prolongement.

FIG. **468**. Stade voisin, un peu plus avancé; rudiment de la tigelle. La vésicule secondaire a perdu la netteté de ses contours et pris un aspect granuleux; elle entre en dégénérescence.

FIG. **469**. Même état de la vésicule secondaire; les prolongements ont apparu; la tigelle n'existe pas encore.

FIG. **470**. Stade ultérieur : la vésicule secondaire a complétement disparu.

FIG. **471**. Spermatozoïde dont le contour vésiculaire paraissait plus concentré que d'habitude; le brun Bismark lui avait imprimé une coloration assez intense. La tigelle se prolonge sous la forme d'une strie mince, jusqu'au sommet où se voit un léger enfoncement de la paroi épaissie.

FIG. **472**. Spermatozoïde mûr et normal.

Pagurus callidus.

FIG. **473**. Métrocyte de première grandeur; fragments nucléiniens.

FIG. **474**. Cellule spermatique non différentiée.

FIG. **475**. Cellule spermatique; première apparition de la vacuole dans le cytoplasme.

FIG, **476**. Deux vacuoles destinées à se fusionner en une seule.

FIG. **477**, **478**, **479**. Trois stades du développement de la vésicule.

FIG. **480**. Stade plus avancé; vésicule achevée; noyau homogène. A l'union de la vésicule et du noyau se voient deux éminences achromatiques courtes et

épaisses; la troisième est cachée. Ce sont les premiers rudiments des prolongements plasmatiques.

FIG. **481**, **482**, **483** et **484**. Divers stades du développement de la tigelle, de la vésicule et de la perforation apicale.

FIG. **485**, **486**. **487**, **488** et **489**. Développement de la vésicule dans le cas de perforation précoce. Divers états du noyau; dans la figure **484** il est homogène et piriforme; il se retrouve souvent dans cet état à la maturité. Naissance des prolongements.

FIG. **490**. Spermatozoïde semblable au précédent, mais vu d'en haut; naissance des prolongements.

FIG. **491** et **492**. La petite coupe de ces spermatozoïdes peut dériver d'une vésicule à perforation précoce; mais on peut tout aussi bien la regarder comme un reste de la vésicule primaire clivée, la vésicule secondaire ayant disparu.

FIG. **493**. La vésicule secondaire est encore peu dilatée.

FIG. **494**. Vésicule secondaire plus développée mais encore insérée à la partie supérieure de la coupe qui représente la portion non clivée de la vésicule primaire.

FIG. **495**. Stade suivant : le clivage est complet.

FIG. **496**. Spermatozoïde extrait d'un spermatophore; la vésicule secondaire, loin de s'atrophier, s'est consolidée. Forme allongée du noyau.

FIG. **497**. La vésicule commence à se développer vers le bas.

FIG. **498** et **499**. Le développement de la partie inférieure de la vésicule s'accentue; le noyau s'enfonce dans l'intérieur. La tigelle, très longue, est soudée au pôle apical avec la paroi de la vésicule secondaire; elle a la forme d'un tube contenant quelques bouchons d'une substance albuminoïde réfringente.

FIG. **500**. La tigelle tubulaire s'évase à son extrémité supérieure qui est appliquée contre la paroi de la vésicule secondaire.

FIG. **501**. Disposition démontrant la soudure de la tigelle avec la vésicule secondaire; la dilatation de cette vésicule, arrêtée par la tigelle, a provoqué la formation d'un entonnoir. Un espace achromatique est visible sous la coupe; il résulte sans doute d'une rétraction normale du contenu du noyau.

FIG. **502**. Le noyau s'enfonce de plus en plus dans la vésicule. L'espace achromatique qui le surmonte paraît ici dériver de la coupe dont le fond, portant la tigelle, serait remonté jusqu'au niveau des bords. Apparence difficile à expliquer. L'origine de l'anneau achromatique, qui ceint le noyau, n'est pas moins énigmatique.

FIG. **503**. Stade très avancé du développement excessif de la vésicule secondaire. Sa paroi commence à dégénérer.

FIG. **504**. Stade ultérieur; rupture de la vésicule au pôle supérieur.

FIG. **505**. Spermatozoïde anormal; soudure de la tigelle avec la vésicule primaire.

FIG. **506** et **507**. Spermatozoïde extrait d'un spermatophore.

Pagurus striatus.

FIG. **508** et **509**. Deux cellules spermatiques de grandeur inégale; la vésicule est déjà bien développée.

FIG. **510** à **514**. Développement de la vésicule, de la perforation apicale, de la tigelle et du noyau. FIG. **512** : naissance des prolongements; corps nucléinien discoïde sous la vésicule. FIG. **514** : caryoplasma et liquide nucléaire incolores; nucléine colorée ; un fragment de cette dernière rappelle le corps discoïde situé sous la tigelle dans la figure **512**.

FIG. **515**, **516** et **517**. Stade correspondant respectivement à ceux des figures **502**, **504** et **496** du *Pagurus callidus*.

FIG. **518** à **521**. Spermatozoïdes extraits des spermatophores; formes diverses du noyau et des dérivés de la vacuole : coupe ou cloche non perforée.

FIG. **522**. Spermatozoïde ayant subi l'enrobage à la paraffine, Le contenu de la vésicule s'est coagulé et revêt la forme d'un manchon solide, brillant. Le noyau du spermatozoïde contient encore des fragments nucléiniens.

Eupagurus Prideauxii.

FIG. **523**. Métrocyte de première grandeur.

FIG. **524**. Métrocyte plus petite.

FIG. **525**. Cellule spermatique; le noyau a déjà pris l'aspect homogène.

FIG. **526**. Cellule plus avancée; vacuole déjà bien développée; noyau homogène non déformé.

FIG. **527**. Noyau plus différentié : il est devenu hémisphérique; son contenu uniformément coloré présente encore sous la tigelle le fragment solide signalé chez le *Pagurus striatus*.

FIG. **528**. Stade ultérieur : noyau homogène; tigelle bien formée; vésicule secondaire complétement séparée du feuillet interne de la vésicule primaire.

FIG. **529**, Dégénérescence au sommet de la vésicule.

FIG. **530**. Épaississement discoïde au pôle apical.

FIG. **531**. Perforation apicale.

FIG. **532**. Perforation élargie, vésicule secondaire consolidée; tigelle très allongée.

FIG. **533**. Spermatozoïde extrait d'un spermatophore. La vésicule secondaire a disparu.

FIG. **534**. Vésicule secondaire séparée du feuillet interne sur la moitié de sa surface. Tigelle évasée.

FIG. **535** et **536**. Spermatozoïdes extraits des spermatophores. La vésicule secondaire ne s'est isolée du feuillet interne qu'au niveau de la large perforation de ce feuillet, qui constitue à présent l'orifice de la coupe interne. Le feuillet externe, formant la cloche. s'est consolidé. Le noyau a pris une forme effilée.

Clibanarius misanthropus.

FIG. **537**. Métrocyte de première grandeur.

FIG. **538**. Métrocyte plus petite.

FIG. **539**. Cellule spermatique non différentiée.

FIG. **540** à **544**. Développement habituel de la vésicule, de la tigelle et du noyau.

FIG. **545** à **547**. Développement particulier de la tigelle : elle se transforme en un petit vase contenant un mince aiguillon.

FIG. **548** à **551**. États divers du noyau; la tigelle présente sa forme habituelle.

FIG. **552** et **553**. L'aiguillon, inséré au centre de la cupule qui dérive de la tigelle, porte un renflement cylindrique.

FIG. **554**. Épaississement discoïde apical. Aiguillon épaissi au sommet.

FIG. **555**, Soudure d'une tigelle ordinaire avec la vésicule primaire.

FIG. **556**. Soudure de l'aiguillon avec la vésicule primaire, nodule de soudure. (La vésicule a été déchirée accidentellement.)

FIG. **557** à **560**. Divers exemples de spermatozoïdes tirés des spermatophores; la cupule tigellaire et l'aiguillon prennent un développement considérable.

FIG. **561**. Spermatozoïde vu d'en haut.

FIG. **562** et **563**. Deux formes de spermatozoïdes munis de prolongements, extraits d'un spermatophore.

Paguristes maculatus.

FIG. **564** et **565**. Métrocyte de première grandeur; la seconde présente un exemple des vacuoles que contiennent souvent des cellules.

FIG. **566**. Cellule spermatique; deux vacuoles; le noyau paraît sortir de la cellule, mais cette apparence tient à la soudure intime de sa membrane avec la membrane cellulaire.

FIG. **567** et **568**. Stade du développement de la première variété de spermatozoïdes.

FIG. **569**. Spermatozoïde de la première forme, tiré d'un spermatophore; la vésicule a la forme d'un vase renflé.

FIG. **570** à **572**. Développement de la deuxième variété de spermatozoïde.

FIG. **573**. Deuxième variété de spermatozoïde; la vésicule, par l'élargissement de la perforation apicale, s'est transformée en une coupe évasée; cette coupe est portée par la partie supérieure du noyau.

FIG. **574**. Spermatozoïde semblable, la vésicule s'est retroussée. La coupe contient le noyau et les prolongements; au pôle inférieur se voit la tigelle. Ce spermatozoïde est orienté en sens inverse des figures voisines.

FIG. **575**. Cellule spermatique; les vacuoles gagnent du terrain sur les flancs du noyau, particularité d'où résultera la production de la troisième variété de spermatozoïdes:

FIG. **576** à **578**. Développement de cette troisième variété; le noyau, après l'élargissement de la perforation apicale, sera contenu dans la coupe évasée.

FIG. **579**. Troisième variété de spermatozoïde, tirée d'un spermatophore; le noyau est contenu dans la coupe évasée. Cette forme peut aussi porter des prolongements.

FIG. **580**. Forme de spermatozoïde adulte, intermédiaire entre la première variété et la seconde : la coupe évasée s'insère à l'équateur du noyau.

FIG. **581**. Spermatozoïde de la troisième forme : la vésicule n'est pas encore perforée, la tigelle est soudée avec la paroi.

FIG. **582.** La coupe s'est retroussée, elle est trop petite pour enfermer tout le noyau, une tigelle très développée s'insère à son pôle inférieur; ce pôle est en réalité le pôle supérieur, car ce spermatozoïde est dessiné dans une position renversée.

FIG. **583, 584** et **586.** Développement particulier de la tigelle dans certains spermatozoïdes dont la vésicule ne s'est pas perforée.

FIG. **585.** Spermatozoïde de la deuxième forme, dont la tigelle s'est évasée au sommet.

Galathœa strigosa.

FIG. **587.** Stade moyen du dévelopement de la vésicule; étroite perforation apicale.

FIG. **588.** Spermatozoïde mûr.

FIG. **589.** Autre variéte de spermatezoïde mûr; la vésicule très effilée n'est pas perforée; elle présente à un moment une cupule d'épaississement.

PLANCHE XIII. (Décapodes : Fig. 590 à 672. Stomatopodes : Fig. 673 à 687. Schizopodes : Fig. 688, 697b. Cirripèdes : Fig. 698 à 721.)

Maja verucosa.

FIG. **590.** Coupe transversale d'un tube testiculaire; *pl*, *pl*, plasmodium; *mt*, métrocytes.

FIG. **591.** Métrocyte.

FIG. **592.** Cellule spermatique non modifiée.

FIG. **493.** Cellule spermatique; le noyau devient hémisphérique.

FIG. **594** à **596.** Modification du noyau; vésicule.

FIG. **597** Le noyau a pris la forme d'une cupule profonde; une courte tigelle s'élève du fond de cette cupule; l'épaississement apical est très développé.

FIG. **598** Cellule spermatique plus avancée; les prolongements sont très développés; léger épaississement apical. Le contenu de la vésicule est assez dense; il présente un canal central longeant la tigelle en bas.

FIG. **599.** Le contenu de la vésicule ayant absorbé de l'eau, s'est gonflé et a fait sauter la paroi; on voit les restes de cette paroi au sommet de la colonne formée par la substance gélatineuse qui sort de la cupule nucléaire.

FIG. **600.** Cellule semblable à la précédente; les restes de la membrane vésiculaire ont disparu.

FIG. **601.** Cellule analogue; le contenu de la vésicule, en sortant, a simplement dilaté la perforation, sans déchirer la paroi achromatique.

FIG. **602.** Le contenu gonflé forme une colonne qui soulève la paroi vésiculaire; la perforation apicale est trop étroite pour livrer passage à cette colonne.

FIG. **603** et **604**. Le contenu s'est gonflé comme précédemment; la colonne qu'il constitue paraît avoir subi ultérieurement une coagulation, car à sa base elle s'est détachée des parois de la cupule nucléaire.

FIG. **605**. Spermatozoïde mûr, vu de face.

N. B. *Les figures* **596** *à* **605** *représentent des spermatozoïdes extraits des spermatophores.*

Xantho rivulosus.

FIG. **606**. Coupe transversale du testicule tubulaire : *pl*, plasmodium; *mt*, métrocytes qui viennent de naître au sein du plasmodium.

FIG. **607**. Coupe longitudinale du même organe.

FIG. **608**, **609** et **610**. Trois stades du développement des spermatozoïdes.

Carcinus mœnas.

FIG. **611**. Cellule spermatique non différentiée.

FIG. **612** à **616**. Formation et développement de la vésicule primaire. Épaississement apical; perforation. Naissance de la tigelle.

FIG. **617** à **620**. Formes diverses de la vésicule secondaire.

FIG. **621** et **622**. Forme de spermatozoïde présentant un cercle achromatique ceignant le noyau,

FIG. **623** à **625**, Autre forme; le noyau est plus fortement bombé, la collerette achromatique n'existe pas.

Inachus scorpio.

FIG. **626**, Cellule spermatique non differentiée.

FIG. **627** à **630**. Formation et développement de la vésicule primaire.

FIG. **631** et **632**. Développement de la vésicule primaire sous la poussée de la tigelle.

FIG. **633**. Vésicule perforée.

Stenorhynchus phalangium.

FIG. **634**. Spermatozoïde; décollement de la vésicule primaire.

Acanthonyx lunulatus.

FIG. **635** à **637**. Stades du développement de la cellule spermatique. Dans la dernière figure le contenu gonflé de la vésicule nucléaire sort de celle-ci sous forme d'une colonne qui passe à travers la perforation apicale.

Dromia vulgaris.

FIG. **638** à **640**. Trois stades de la différentiation du spermatozoïde.

FIG. **641**. Spermatozoïde modifié par l'enrobage à la paraffine.

Dorippe lanata.

FIG. **642** à **644**. Stades de la formation des spermatozoïdes.

Ethusa mascarone.

FIG. **645** à **649**. Développement de la vésicule, de la tigelle et des prolongements. Ces derniers ont la forme de piquants rigides, dès leur apparition.

FIG. **650**. Vésicule perforée par la tigelle.

FIG. **651**. Vésicule décollée par l'action de la tigelle.

FIG. **652**. Tigelle évasée comme dans le *Paguristes*.

FIG. **653**. Spermatozoïde vu d'en haut.

Crangon cataphractus.

FIG. **654**. Métrocyte de première grandeur.

FIG. **655**. Métrocyte plus petite.

FIG. **656**. Cellule spermatique non différentiée.

FIG. **657**. Cellule en différentiation. La dissolution de l'élément nucléinien a commencé, mais il en reste encore des fragments au sein d'un liquide coloré. Le protoplasme émet sur l'une des faces un prolongement irrégulier, destiné à former l'aiguillon.

FIG. **658**. Phase ultérieure ; noyau homogène; aiguillon plus développé et rigide.

FIG. **659** et **660**. Spermatozoïdes mûrs vus dans deux positions différentes.

Lysmata seticaudata.

FIG. **661** et **662**. Deux métrocytes.

FIG. **663**. Cellule spermatique.

FIG. **664**. Cellule spermatique ; le noyau contient encore des fragments nucléiniens; le protoplasme présente une vacuole et, au pôle opposé, un prolongement irrégulier destiné à former l'aiguillon.

FIG. **665**. Autre variété de cellule spermatique ; prolongement plasmatique plus dévelopé.

FIG. **666**. Phase ultérieure : le noyau s'est aplati; le prolongement s'est allongé, mais il demeure toujours irrégulier et de consistance molle, comme le reste du protoplasme.

FIG. **667**. Autre mode de développement de l'aiguillon ; son premier rudiment n'est plus un pseudopode irrégulier, mais un piquant rigide.

FIG. **668**. Autre variété de cellule spermatique ; vacuole très développée, noyau déprimé.

FIG. **669**. Plusieurs petites vacuoles.

FIG. **670**. Évolution tardive du noyau.

FIG. **671**. Noyau devenu homogène.

FIG. **672**. Spermatozoïde mûr vu de face; le noyau est très aplati et se colore faiblement; il est entouré d'un cercle de substance cytoplasmatique, et porte l'aiguillon.

Squilla mantis.

FIG. **673**. Trois métrocytes de première grandeur.

FIG. **674** et **675**. Métrocytes des générations suivantes.

FIG. **676**. Cellule spermatique.

FIG. **677**. Première modification de la cellule spermatique; le noyau contient une vacuole.

FIG. **678**. Phase ultérieure; la vacuole grandit, le noyau se dilate.

FIG. **679**. L'élément nucléinien, fusionné en une masse homogène, a pris la forme d'un croissant.

FIG. **680** à **683**. Achèvement du spermatozoïde; le cytoplasme et la membrane nucléaire ont disparu. La masse nucléinienne s'épaissit, se renfle et prend la forme d'un bouton saillant dans la cavité vacuolaire; quelques cordons de protoplasme se voient encore dans cette cavité.

FIG. **684**. Spermatozoïde vu d'en haut.

FIG. **685**. Métrocyte contenant deux noyaux spermatiques en différentiation.

FIG. **686** et **687**. Variétés de spermatozoïdes; la masse nucléiniénne présente une petite vacuole.

Mysis.

FIG. **688**. Métrocyte quiescente, élément nucléinien fragmenté.

FIG. **689**. Métrocyte en caryocinèse.

FIG. **690**. Plasmodiérèse d'une métrocyte.

FIG. **691** à **694**. Différentiation du noyau : l'élément nucléinien est fusionné en une masse homogène, la cavité nucléaire est notablement dilatée.

FIG. **695** et **696**. La membrane nucléaire a disparu, la masse nucléinienne s'allonge, la cellule prend une forme allongée.

FIG. **697**. *a)* Tronçon de cellule spermatique fortement allongée; un filament axial s'est formé dans le protoplasme; il se pelotonne dans les parties renflées de la cellule.

b) Portion antérieure d'un spermatozoïde mûr.

Lepas anatifera.

FIG. **698**. Grande métrocyte uninucléée.

FIG. **699** et **700**. Métrocytes à deux et à trois noyaux.

FIG. **701**. Cellule spermatique.

FIG. **702** et **703**. Noyau homogène; dissolution de la nucléine.

FIG. **704**. Fusion de l'élément nucléinien en une masse rétractée; la cellule subit un allongement unipolaire.

FIG. **705**. Phase ultérieure; filament axial; masse nucléinienne fusiforme.

FIG. **706**. Métrocyte multinucléée.

FIG. **707**. Métrocyte semblable; dissolution de la nucléine dans tous le noyaux.

FIG. **708**. Phase ultérieure; les noyaux homogènes sont devenus fusiformes; à chacun d'eux se rattache un filament axial qui se découpe dans le protoplasme commun.

Balanus perforatus.

FIG. **709** et **710**. Métrocytes.

FIG. **711** Cellule spermatique.

FIG. **712**. Noyau homogène.

FIG. **713** à **717**. Phases diverses du changement de forme de la cellule et de l'évolution du noyau; le vide, que laisse dans le noyau l'élément nucléinien fusionné, occupe diverses positions.

FIG. **718** à **721**. Phases ultérieures; étirement de la cellule; apparition du filament axial; allongement de la masse nucléinienne.

PLANCHE XIV. (Spermatophores des décapodes : Fig. 722 à 747.)

Gr. FIG. **722** à **734** : 1/12, 4; FIG. **735** : A,2; FIG. **736** à **742**, **745** à **747** : D, 1; FIG. **743**, 1/12, 1; FIG. **744** : A,1 (lentille inférieure dévissée).

Inachus scorpio.

FIG. **722**. Grande capsule remplie de spermatozoïdes.

FIG. **723** à **726**. Petites capsules contenant un petit nombre de spermatozoïdes.

FIG. **727**. Petite capsule ne logeant qu'un seul spermatozoïde.

FIG. **728** à **730**. Capsules de grandeur diverse ne contenant que du plasma granuleux sans spermatozoïdes.

FIG. **731**. Capsule vide dont le contenu coagulé s'est détaché de la membrane.

Ilia nucleus.

FIG. **732**. Petite capsule vide présentant une pointe effilée.

FIG. **733**. Capsule de spermatozoïdes, munie de deux appendices pointus et opposés.

FIG. **734**. Capsule ne contenant que cinq spermatozoïdes et munie de deux pointes.

Pagurus callidus.

FIG. **735**. Coupe transversale de la partie spiralée du canal déférent. Les longues cellules qui forment les bourrelets latéraux se désorganisent du côté de la lumière du canal; leur extrémité interne est déchirée, et plonge dans une masse de plasma granuleux; *x* et *c* : parties moins épaissies de l'épithélium. C'est sur la partie inférieure, *s*, que repose la plaque basale des spermatophores.

FIG. **736**. Portion d'une coupe transversale de la partie supérieure du canal déférent contenant une colonne spermatique non divisée. La coupe de cette colonne montre la gaîne épaisse, molle et transparente qui s'est formée aux dépens du plasma. Entre la colonne et l'épithélium une accumulation de plasma, *pl*, représente déjà la partie qui donnera naissance aux pédicules et aux plaques basales. L'épithélium du bourrelet latéral est plus profondément désorganisé que dans la coupe précédente; les cellules du côté interne sont complètement fusionnées et forment une espèce de plasmodium. Du côté interne, ce plasmodium est déchiqueté et se perd dans le plasma granuleux. Un peu en dehors se voit un tractus trabéculaire, sorte de membrane interne à jour, dans laquelle viennent se perdre de nombreuses trabécules du réticulum. Cette zone représente peut-être un reste de la membrane qui tapissait la face interne des cellules fusionnées; peut-être aussi est-ce une production nouvelle, une membrane naissante qui vient séparer, du côté de la lumière du tube, la portion la plus désorganisée du plasmodium, et préparer ainsi la restauration de l'épithélium.

Il est visible dans cette figure que le plasma granuleux sort du plasmodium, à la faveur des déchirures de sa face interne.

Les noyaux sont altérés; ils prennent par le vert de méthyle une coloration uniforme, et présentent une forme irrégulière.

pl, *pl*, plasma granuleux coagulé.

m, membrane colonnaire.

sp, spermatozoïdes.

FIG. **737**. Coupe longitudinale du canal déférent; la colonne est divisée par de profonds étranglements en portions distinctes qui deviendront les capsules. La membrane colonnaire, *m*, est mieux constituée que précédemment; elle s'est amincie et solidifiée.

Sous chaque capsule, il existe un léger épaississement de la couche de plasma qui sépare la colonne de l'épithélium de la gouttière inférieure. Chacun de ces épaississements porte un prolongement formé de substance plus claire qui s'avance dans l'intérieur de la capsule.

FIG. **738**. Phase ultérieure. Les capsules s'étranglent un peu à leur base; les épaississements sous-jacents s'accentuent. Une lame mince unit la base des capsules : c'est la portion de la membrane colonnaire qui formait le fond des sillons d'étranglement.

FIG. **739**. Les capsules s'allongent et s'amincissent à leur base; elles sont encore reliées entre elles par la lame unissante. Le premier rudiment du pédicule se dessine dans l'épaississement basal sous la forme d'une colonne cylindrique, *pd*. Sous cette colonne se distingue déjà la couche qui engendrera les plaques basales, *pl*, *d*. La substance de la petite colonne est moins opaque que celle de la plaque basale; elle présente des traces de réticulum.

FIG. **740**. Vue longitudinale d'une colonne spermatique en voie de division; cette division est tardive, car les pédicules sont déjà ébauchés alors que les étranglements de la colonne sont encore loin d'être complets.

pd 1 : pédicule simple.

pd 2 : pilier formé de trois pédicules destinés à se séparer plus tard en trois pédicules isolés.

pl b : plaque basale encore indivise.

FIG. **741**. Phase ultérieure; capsule allongée contenant peu de spermatozoides.

Le testicule s'allonge; on y distingue plusieurs coulées; sa substance s'éclaircit, et présente des zones granuleuses et des zones presque transparentes. A côté de ce pédicule s'élèvent plusieurs petits cônes formés de la même substance. La base de la capsule porte encore des lambeaux de la lame unissante.

FIG. **742**. Spermatophore approchant de la maturité. La capsule s'est allongée et aplatie. Le pédicule est devenu presque hyalin; il pénètre assez profondément dans la capsule. Nous avons figuré à sa base une portion du plasma qui enrobe les pédicules et qui résiste à l'eau de chaux. L'action de ce réactif éclaircit le plasma; elle permet aussi de reconnaître plus facilement la structure réticulée : on distingue en effet dans la figure de fortes trabécules longitudinales ou parallèles et des masses transversales. A gauche, la plaque basale est séparée de la plaque voisine par un sillon profond; ce sillon manque, à droite, où son emplacement est occupé par un groupe de petits cônes.

FIG. **743**. Portion d'un pédicule soumis pendant plusieurs heures à l'action de l'eau de chaux; elle présente une structure grossièrement réticulée.

FIG. **744**. Chaîne de spermatophores, peu de temps avant la muturité. Position occupée par les spermatophores dans la portion moyenne du canal déférent.

FIG. **745**. Vue longitudinale d'une série de spermatophores vides, qui occupait la portion moyenne du canal déférent d'un *Pagurus callidus*. Cette série de capsules vides avait plus d'un centimètre de longueur; aucun spermatozoïde n'existait dans cette région du tube.

Clibanarius misanthropus.

FIG. **746**. Stade jeune; pédicules ébauchés; lame unissante; pénétration du plasma dans la base de la capsule.

FIG. **747**. Phase ultérieure, approchant de la maturité; restes de la lame unissante; pédicule granuleux pénétrant assez profondément dans la capsule.

PLANCHE XV. (Chilognathes : Fig. 748 à 778.— Scolopendrides : Fig 779 à 805.)

Gr. Fig. **748** : 1/12, 1.

Fig. **749** à **762**; **777** à **802** : 1/12, 4.

Fig. **763** à **776** : 1/12, 5. Fig. **803** et **804**, *A*, 1 (lentille inférieure dévissée). Fig. **805** *D*, 1.

Glomeris marginata.

FIG. **748**. Coupe transversale d'un acini. Le centre contient des cellules spermatiques et des spermatozoïdes; la périphérie est tapissée par plusieurs assises de métrocytes.

FIG. **749.** Métrocyte de première grandeur; élément nucléinien fragmenté.

FIG. **750.** Métrocyte plus petite.

FIG. **751.** Métrocyte en caryocinèse.

FIG. **752.** Groupe de petites métrocytes; plasmodiérèse.

FIG. **753.** Cellule spermatique.

FIG. **754** et **755.** La cellule et le noyau sont devenus fusiformes.

FIG. **756** et **757.** La membrane nucléaire a disparu; les fragments nucléiniens sont dispersés dans le cytoplasme.

FIG. **758.** Spermatozoïde à peu près mûr.

Polydesmus complanatus.

FIG. **759.** Métrocyte.

FIG. **760.** Métrocyte en caryosténose.

FIG. **761.** Métrocyte à deux noyaux.

FIG. **762.** Deux métrocytes encore unies.

FIG. **763.** Cellule spermatique.

FIG. **764.** Phase ultérieure; le noyau contient deux corps nucléiniens lenticulaires.

FIG. **765.** Spermatozoïde vu de face.

FIG. **766.** Spermatozoïde mûr, vu de profil et en coupe optique.

FIG. **767.** Capsule résultant du clivage d'un spermatozoïde.

FIG. **768.** Spermatozoïde dessiné en relief, (le grossissement est le même que dans les figures précédentes, mais le dessin a été pris plus loin du prisme, au niveau de la table de travail)

Iulus (espèce noire.)

FIG. **769.** Cellule spermatique; noyau homogène.

FIG. **770.** Spermatozoïde en coupe optique.

FIG. **771.** Le même en relief.

FIG. **772.** Le même vu par dessous.

Iulus (espèce bistre.)

FIG. **773.** Spermatozoïde.

FIG. **774.** Groupement de spermatozoïdes, un peu écrasé.

Iulus sabulosus.

FIG. **775.** Spermatozoïde en coupe optique.

FIG. **776.** Le même vu de face.

Blaniulus guttulatus.

FIG. **777.** Coupe d'un acini tapissé de métrocytes et débouchant dans le canal déférent qui est rempli de spermatozoïdes filiformes.

FIG. **778.** Spermatozoïde.

Scolopendra dalmatica.

FIG. **779.** Métrocytes de moyenne grandeur. Le noyau contient de gros tronçons nucléiniens et un nucléole plasmatique.

FIG. **780.** Chaîne de cellules spermatiques subissant un étirement unipolaire; la nucléine commence à se dissoudre.

FIG. **781.** Cellule spermatique isolée; le noyau contient des tronçons de filaments.

FIG. **782.** Autre cellule; le noyau dessiné en relief montre, accolés à la face interne de sa membrane, des fragments nucléiniens très irréguliers.

FIG. **783.** Même cellule; le noyau dessiné en coupe optique montre la section des fragments nucléiniens; ceux-ci sont tous appliqués contre la membrane; le centre du noyau ne contient que du caryoplasma.

FIG. **784.** Phase ultérieure; les fragments nucléiniens se sont gonflés et ont pris la forme sphérique; la nucléine a commencé à se dissoudre.

FIG. **785.** Autre variété de cellule spermatique; le noyau contient encore des tronçons de filaments, nageant dans un liquide contenant déjà de la nucléine dissoute. Ce noyau commence à se déformer en s'allongeant.

FIG. **786.** Apparition d'une facette plane, indiquant le pôle postérieur du noyau.

FIG. **787.** Noyau peu différent du précédent; un disque de substance nucléinienne homogène tapisse la facette plane.

FIG. **788.** Phase ultérieure; tout l'élément nucléinien est dissout. Des vacuoles ont apparu. Le fil axial est également visible.

FIG. **789.** Une collerette achromatique s'attache au pôle postérieur du noyau.

FIG. **790.** Le contenu du novau s'est rétracté, laissant en avant une large cavité vacuolaire.

FIG. **791.** Un filament axial très long s'enroule dans le cytoplasme.

FIG. **792.** Noyau cylindro-conique contenant trois vacuoles; son sommet porte un léger rebord. Le changememt de forme de cette cellule est tardif.

FIG. **793.** Groupe de trois cellules spermatiques allongées; leur noyau, homogène et cylindroïde, présente une vacuole de rétraction à l'extrémité antérieure; une vacuole cytoplasmatique existe à la partie antérieure de la première cellule, à gauche.

FIG. **794.** Phase ultérieure; le cytoplasme qui entourait le noyau a disparu; la membrane cellulaire et la membrane nucléaire se sont accolées et confondues.

FIG. **795.** Cellule spermatique très allongée; fil axial enroulé; lacunes dans le cytoplasme.

FIG. **796.** La membrane cellulaire commence à s'appliquer sur le noyau; la vacuole supérieure dérive probablement du cytoplasme.

FIG. **797.** Tronçon de cellule spermatique très allongée; lacunes du cytoplasme; fil axial presque déroulé.

FIG. **798** à **800.** Phases de l'évolution ultérieure du noyau; cet élément, tout en s'allongeant et en prenant la forme d'un cône effilé, subit une torsion sur son axe. En même temps, la membrane cellulaire s'applique sur lui, et le fil axial se déroule.

FIG. **801**. Phase subséquente; le noyau est devenu filamenteux; derrière lui se remarque, dans le corps allongé de la cellule, un fil axial rectiligne et une spirale pariétale; cette dernière est rarement aussi forte que dans la cellule figurée.

FIG. **802**. Portion antérieure d'un spermatozoïde mûr.

FIG. **803**. Phase ultérieure, *t* : limite de la tête.

FIG. **804**. Portion antérieure d'un spermatozoïde mûr.

FIG. **805**. Coupe verticale d'un spermatophore.

FIG. **806**. Coupe verticale perpendiculaire à la précédente.

FIG. **807**. Membrane du spermatophore.

a : Surface externe de cette membrane.

b : Surface interne, avec le réticulum grossier qui la tapisse.

c : Coupe optique de la membrane, montrant les stries radiales et les nodules épaissis qui existent aux points d'entrecroisement du réticulum interne.

Planche IX.

Edriophthalmes.



Gustave Gilson ad nat. del.

Alex. Joos sculp.

Lith. Ch. Dumont à Louvain

Edriophthalmes.

Planche X.



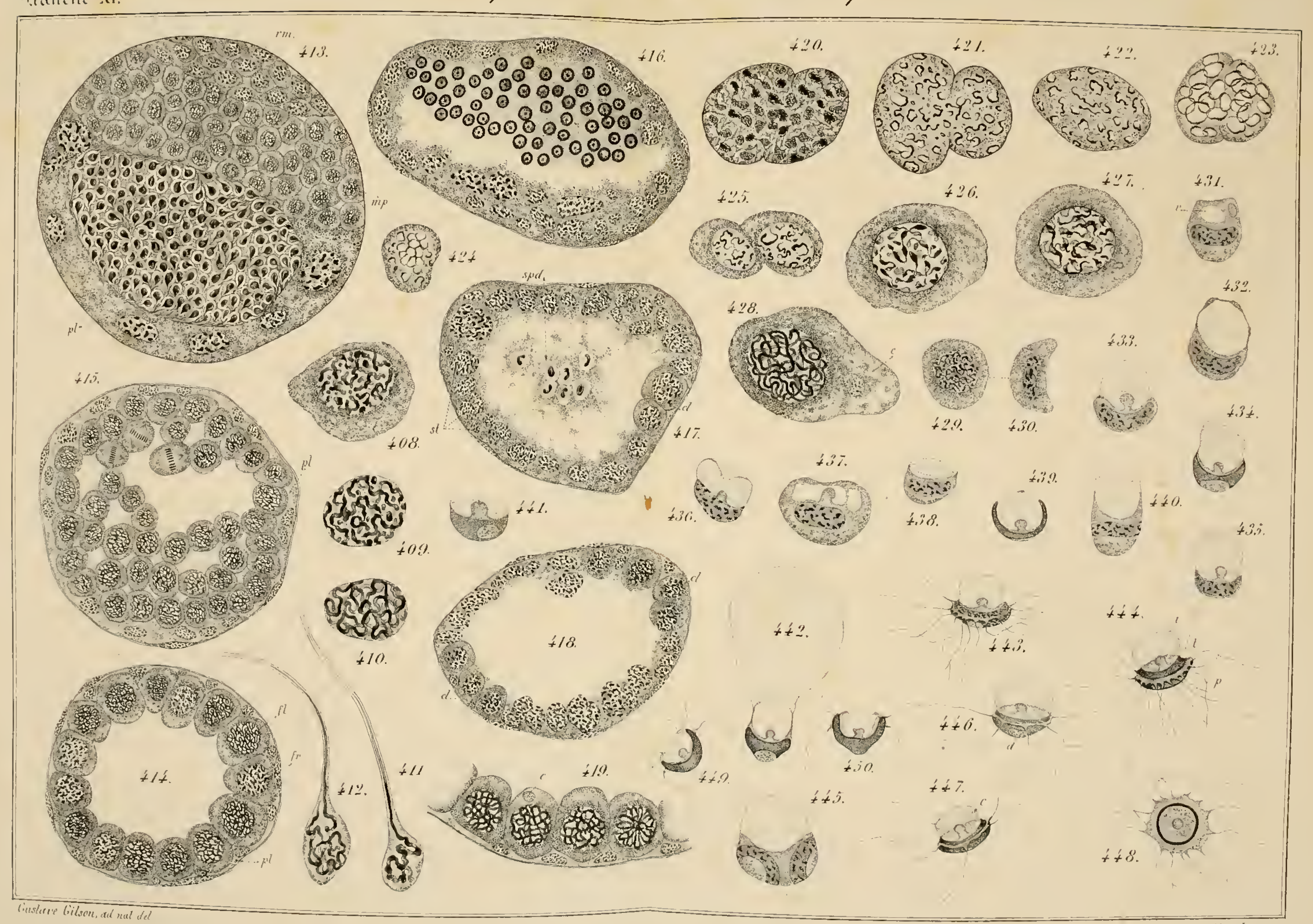
Gustave Gilson, ad nat. del.

Alex. Joos, sculp.

Lith. Ch. Dumont à Louvain.

Planche XI.

Edriophthalmes. Décapodes.



Gustave Gilson, ad nat del

Lith Ch. Dumont a Louvain

Alex Joos sc.

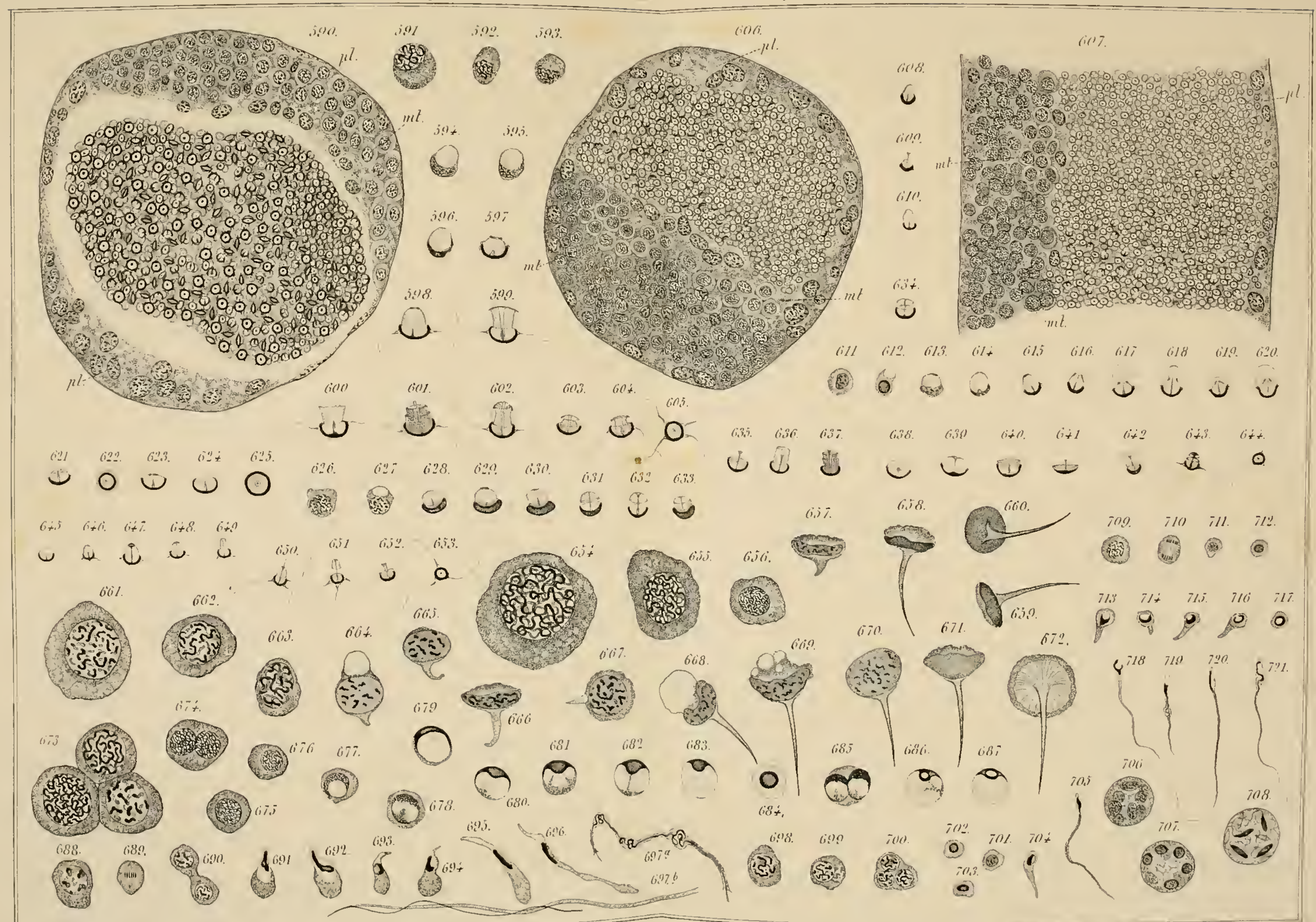
Planche XII.

Décapodes.



Gust Gilson ad nat del — Lith Ch Dumont à Louvain — Alex Joos sc.

Planche XIII. Décapodes. Schizopodes. Stomatopodes. Cirripèdes.



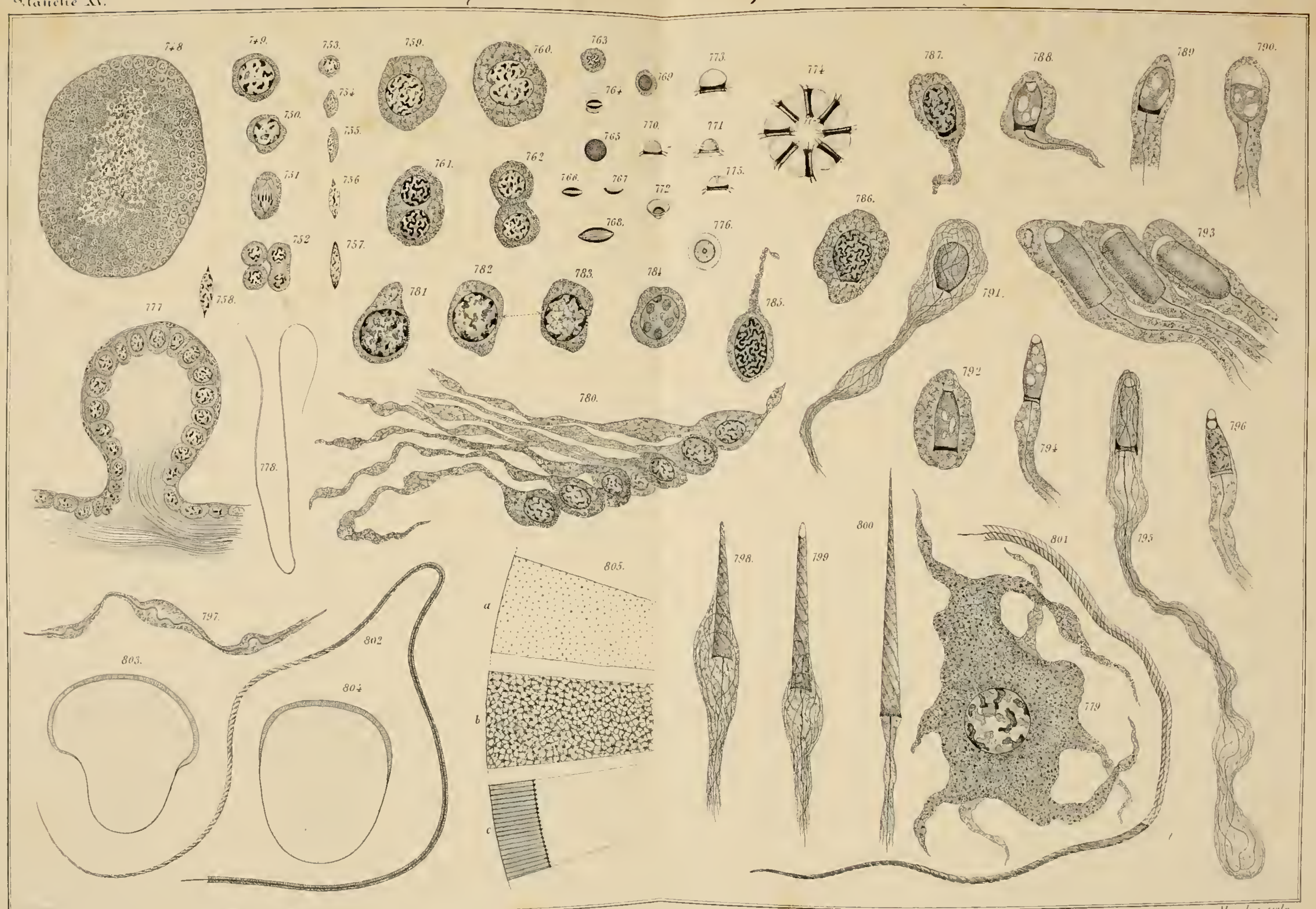
Gustave Gilson, ad nat del. Lith Ch Dumont à Louvain Alex Joos sc

Spermatophores des Décapodes.

Planche XIV.



Gust. Gilson ad nat. del. Lith. Ch. Dumont, Louvain Alex. Joos, sc.



Gust. Gilson. ad nat. del.

Lith. Ch. Dument à Louvain

Alex. Joos sculp.

LA

CYTODIÉRÈSE

DES

cellules géantes et des petites cellules incolores de la moelle des os

PAR

LE DOCTEUR J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

INTRODUCTION

La moelle rouge des os des mammifères renferme, outre les cellules de soutien et celles qui entrent dans la composition des vaisseaux et des nerfs, deux espèces d'éléments nucléés incolores : des cellules du volume des globules blancs et des cellules géantes. Toutes deux sont le siège d'une division cellulaire active. Malgré les travaux dont leur multiplication a été l'objet, bien des points sont restés inconnus; notre mémoire a pour but d'en éclaircir quelques-uns. Dans une première partie, nous exposerons les résultats de nos recherches sur la cytodiérèse des cellules géantes de la moelle; dans une seconde, nous signalerons quelques particularités touchant la division des petites cellules. Le tableau suivant résume d'ailleurs les différents points qui seront traités.

PREMIÈRE PARTIE.

CYTODIÉRÈSE DES CELLULES GÉANTES.

HISTORIQUE.

On rencontre deux espèces de cellules géantes à l'intérieur des os.

Les unes renferment, même à l'état quiescent, un grand nombre de noyaux, petits, vésiculeux et disséminés régulièrement dans le protoplasme. Elles s'observent exclusivement à la surface des trabécules osseuses, et sont logées dans des excavations plus ou moins profondes. Ce sont les ostéoclastes de KÖLLIKER.

Les autres sont répandues à l'intérieur de la moelle même, et possèdent, du moins à l'état de repos, un noyau unique, énorme et de configuration très-variée.

Ces deux sortes de cellules constituent des éléments de nature toute différente; les premières ont pour fonction de résorber les parties osseuses devenues inutiles; les secondes participent aux fonctions hématopoiétiques de la moelle. C'est uniquement de ces dernières qu'il sera question dans les pages suivantes.

Leur diérèse a été étudiée par J. ARNOLD dans deux travaux (1). Cet auteur est arrivé à la conclusion que ces cellules n'obéissent pas dans leur division aux lois ordinaires de la caryodiérèse, mais qu'elles présentent un type spécial de segmentation, qui n'est ni la sténose, ni la cinèse, et auquel il a donné le nom de fragmentation indirecte.

Ses observations ont porté sur le lapin et sur le cochon d'Inde. Après avoir fait remarquer, et avec raison, que les noyaux des grandes cellules ne sont pas toujours formés par une agglomération de petits noyaux distincts,

---

(1) J. ARNOLD : *Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarkes.* Virch. Archiv, B. XCIII.

Le même : *Weitere Beobachtungen über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weissen Blutkorpern.* Virch. Archiv, B. CIII.

comme on le croyait généralement, mais qu'ils constituent d'ordinaire un noyau unique, ce savant distingue, d'après les caractères de l'élément nucléaire, deux espèces de cellules géantes.

Dans la première, le noyau se présente comme une tache claire, dans laquelle on distingue une membrane souvent très nette, un suc, des nucléoles et des filaments de chromatine, disposés très probablement sous forme de réseau. Ces deux derniers éléments seuls fixent les réactifs colorants; quant à la membrane et au suc, ils restent incolores. La forme de ces noyaux est généralement assez simple.

La deuxième sorte possède un noyau qui, à cause de sa réfringence, donne l'impression d'une tache brillante; il se colore intensément et d'une façon plus ou moins diffuse par les matières colorantes. Il offre quelquefois la configuration simple des noyaux précédents, mais ordinairement sa forme est plus compliquée. Il ne présente plus alors de démarcation nette du côté du protoplasme cellulaire, mais il se confond avec lui par l'intermédiaire d'une couche se colorant faiblement par l'hématoxyline et par l'alun carminé. Les nucléoles semblent faire défaut. Quand la coloration est intense, le noyau parait avoir une constitution homogène; au contraire quand elle est plus faible, on peut y distinguer des filaments de chromatine serrés et plus gros que ceux de l'espèce précédente, mais sur l'arrangement desquels Arnold n'a pas pu se fixer.

Les fig. **73** à **76**, **82** et **83** de notre planche II, quoique tirées du rat, peuvent servir mieux qu'une description à faire comprendre au lecteur les différences essentielles qui existent entre les deux catégories d'Arnold; les fig. **73** à **76** se rapportent à la première, les fig. **82** et **83** à la seconde de ses catégories.

Quels sont les rapports qui existent entre ces deux espèces d'éléments?

L'auteur considère les cellules dont les noyaux se colorent vivement et uniformément comme dérivant de celles qui ont des noyaux pâles, et comme formant une étape vers la division par fragmentation indirecte.

Voici, d'après lui, en prenant pour point de départ les noyaux peu colorés, quelles sont les diverses phases de ce mode de division.

1re *Phase*. Elle est caractérisée par l'augmentation de la chromatine. Les filaments chromatiques s'épaississent et augmentent de nombre, de sorte que les mailles qu'ils circonscrivent deviennent de plus en plus étroites; plus tard, ils se rapprochent davantage de la forme d'anses. Vers la fin de cette phase, la chromatine envahit le suc cellulaire lui-même, ou du moins

ses couches périphériques. Le noyau se colore alors d'une façon diffuse. Il présente des incisures, mais elles sont en général peu profondes.

2me *Phase.* La chromatine diffuse envahit tout le noyau, et devient tellement abondante qu'elle masque les filaments. Le noyau se colore d'une façon intense et égale dans tous ses points. En même temps, les incisures de la phase précédente se marquent davantage, et lui donnent une conformation très complexe.

3me *Phase.* La substance chromatique abandonne certaines parties du noyau pour s'accumuler exclusivement dans d'autres. Au début, les régions d'où elle se retire se colorent encore faiblement; plus tard, quand le retrait de la substance chromatique est complet, elles ne fixent plus du tout la matière colorante. Elles se présentent alors sous la forme de bandes incolores reliant les parties colorées, et qui finissent par disparaître elles-mêmes sans laisser de traces. Les amas de chromatine acquièrent, par le fait même, une indépendance complète et représentent des noyaux jeunes composés de chromatine figurée et de chromatine diffuse.

4me *Phase.* La division cellulaire s'achève par la division du protoplasme qui se segmente, soit simultanément, soit successivement en autant de départements qu'il y a de noyaux. Ceux-ci reprennent les caractères des noyaux quiescents.

Tel est le processus auquel Arnold a donné le nom de fragmentation indirecte.

Il se distingue nettement de la segmentation directe par l'accroissement de la chromatine figurée, et par l'apparition de la chromatine diffuse. De plus, la division du noyau ne s'opère pas suivant des surfaces régulières; elle se fait ordinairement en portions très inégales.

La différence avec la segmentation indirecte est encore plus tranchée. Il est vrai que le mode de division décrit par Arnold présente, comme la cinèse d'après lui, une augmentation de la chromatine figurée, mais il s'éloigne trop profondément de la cinèse par d'autres caractères pour pouvoir être confondu avec elle. C'est ainsi que, dans la fragmentation indirecte, le filament ne se sectionne pas en bâtonnets; il ne fournit par conséquent ni couronnes équatoriales, ni couronnes polaires; enfin il n'est pas le seul dépositaire de la chromatine, car le suc du noyau en renferme également, et en quantité tellement considérable que le noyau semble posséder une structure homogène. Ajoutons que la cinèse produirait toujours une segmentation en deux

moitiés égales, tandis que la fragmentation indirecte partage la cellule en éléments de grandeur très variable.

Après avoir décrit la fragmentation indirecte dans les cellules géantes, ARNOLD l'a étendue aux petites cellules de la moelle et aux globules blancs(1); plus tard il l'a observée également dans des productions pathologiques très variées (2).

Nous avons voulu l'étudier à notre tour dans la moelle des os, mais nous n'avons pu retrouver les différents stades décrits par ce savant. Nos recherches nous ont au contraire conduit à des résultats différents.

RECHERCHES PERSONNELLES.

Nos observations ont porté principalement sur le lapin, le rat (*Mus decumanus*) et le chien, et elles ont été faites sur des matériaux soit frais, soit durcis. Comme liquide de dissociation, nous avons employé surtout un mélange d'acide osmique, d'acide acétique et de vert de méthyle (3). Nous avons eu également recours à l'eau salée simple, à l'eau salée additionnée de vert de méthyle, ainsi qu'à l'acide osmique à différents états de concentration. Comme agents durcissants, nous avons utilisé l'alcool, l'acide osmique, et surtout la liqueur de FLEMMING. Au sortir de cette dernière solution, les fragments sont soigneusement lavés à l'eau, et traités par les méthodes ordinaires pour être enrobés dans la paraffine ou la celloïdine. Ils sont ensuite débités en coupes minces au moyen du microtome, colorés au vert de méthyle, à l'hématoxyline ou à la safranine (4), suivant les procédés habituels, et examinés dans le baume de Canada, dans la glycérine pure ou diluée, ou simplement dans l'eau.

Le 1/18 de pouce à immersion homogène et l'éclairage Abbe sont indispensables pour ce genre de recherches.

En employant ces diverses méthodes, nous avons pu constater que les cellules géantes de la moelle présentent deux modes de multiplication : l'un analogue à la division par étranglement ou sténose, l'autre à la division indirecte ou cinèse. Nous traiterons d'abord du premier mode.

---

(1) Loco citato.

(2) J. ARNOLD : *Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen.* Virch. Arch., B. 98, 1884.

Le même : *Ueber Kern- und Zelltheilung bei acuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und der Milz.* Eb., B. 95.

(3) J. B. CARNOY : *Biologie cellulaire*, p. 144

(4) Les coupes sont déposées dans une solution alcoolique saturée de safranine et étendue de son volume d'eau. Après quelques minutes de séjour dans ce liquide, elles sont portées dans l'alcool, où elles se décolorent en partie, et déshydratées dans l'essence de girofle.

I.

Multiplication des cellules géantes par sténose.

Comme les phénomènes ne sont pas identiques chez le lapin et chez le rat, nous décrirons isolément la division dans ces deux espèces animales.

A. Sténose chez le lapin.

1° *Cellule au repos.*

Le noyau présente, comme chez les autres animaux, et comme nous l'avons déjà dit du reste, une configuration très variée, souvent très compliquée. Il est impossible de décrire toutes ses formes : tantôt il est sphérique, tantôt ellipsoïdal ou discoïde. Ici il est lobé ou ramifié en branches libres ou anastomosées; ailleurs, il s'étire en boudin, en spirale, en fer à cheval, etc.. Il se présente souvent sous la forme d'un anneau, dont les bords sont couverts d'un nombre plus ou moins considérable d'excroissances. Parmi les formes les plus intéressantes mentionnons celle de corbeille. Nous entendons par là un noyau creux dont la cavité est occupée par du protoplasme cellulaire en continuité avec le protoplasme périphérique par des mailles plus ou moins nombreuses et larges.

La FIG. 5, PL. I, montre la moitié inférieure d'un de ces noyaux : *e* représente son équateur, *k* le pôle inférieur, *pc* le cytoplasme clair extranucléaire, et communiquant avec le protoplasme intranucléaire par les fenêtres *g*, vues de face, et les fenêtres *h*, vues de profil.

Rien n'est plus facile à vérifier que la réalité de ces rapports. Quand on examine un de ces noyaux suivant toute son épaisseur, en commençant par le haut, on rencontre d'abord une surface claire, renfermant des filaments et des nucléoles et qui n'est autre que sa voute supérieure. Tout autour se trouve le protoplasme cellulaire. En abaissant à présent le tube du microscope, on voit la tache claire s'effacer, et se reformer plus en dehors sous la forme d'un anneau. A l'endroit d'où elle a disparu, on aperçoit une masse sombre finement granuleuse, présentant tous les caractères du protoplasme qui se trouve en dehors du noyau, et qui n'est autre que le cytoplasme intranucléaire. Enfin, en continuant à presser la vis micrométrique, cette deuxième image s'évanouit à son tour, pour céder la place à une image identique à la première, et représentant le pôle inférieur du noyau.

Pendant cette manœuvre, on s'assure facilement que les protoplasmes externes et internes ne sont pas isolés, mais qu'ils sont en continuité l'un avec l'autre à travers les mailles du noyau.

Leurs voies de communication ne sont du reste pas toujours aussi nombreuses que dans la FIG. 5. Elles peuvent être réduites à un simple pore, comme dans la FIG. 7, où le noyau hémisphérique englobe presque complétement une partie du protoplasme *p*, et ne lui laisse de rapports avec le protoplasme périphérique que par l'ouverture *h*.

Il est même très probable que, dans certains cas, la séparation peut devenir complète, du moins passagèrement. Ainsi, qu'une petite protubérance naisse autour du pore *h* et le bouche, le protoplasme central et le protoplasme périphérique deviendront indépendants.

Nous pensons que les formes en anneau, en corbeille et en figures analogues sont beaucoup plus communes qu'un examen superficiel pourrait le faire croire, mais qu'elles sont souvent difficiles et même impossibles à reconnaître, parce que la masse protoplasmatique interne ou bien est réduite à peu de chose, ou bien a été refoulée en totalité au dehors du noyau. Supposons en effet que des boursoufflures s'élèvent de l'élément nucléaire en dedans de l'anneau ou de la corbeille, et prennent un volume tel qu'elles viennent s'accoler intimement les unes aux autres, sans se souder pourtant, nous obtiendrons un noyau arrondi et simple en apparence, mais qui en réalité possède une configuration très compliquée. La structure véritable de ces noyaux restera une énigme aussi longtemps qu'une rétraction dans les bosselures ne viendra révéler leur constitution, en permettant au protoplasme de glisser de nouveau entre elles. Nous verrons plus loin combien ce détail mérite d'attention.

Pour compléter la description de la conformation extérieure du noyau, disons qu'il ne présente pas une surface unie, mais des incisures et des bosselures nombreuses, FIG. 1 et suivantes de la PL. I.

Il n'est pas douteux que les noyaux compliqués dérivent des noyaux simples, telles que les noyaux sphériques, en boudin, en fer-à-cheval, etc.; mais comment s'opère cette transformation?

A la rigueur deux hypothèses sont possibles, suivant qu'on attribue leur formation à une raréfaction des noyaux massifs, ou qu'on l'explique par des soudures secondaires entre les branches des noyaux étirés ou ramifiés.

ARNOLD est partisan de la première opinion. D'après lui, l'anneau prend naissance par deux dépressions, apparaissant à des pôles opposés du noyau.

Ces dépressions se creusent de plus en plus et finissent par se rejoindre et percer le noyau de part en part.

Suivant le même auteur encore, quand un noyau massif doit se transformer en noyau en corbeille, les filaments de chromatine formant une couche continue à sa périphérie se retirent de certains endroits, qui deviennent les mailles de la corbeille, et s'arrangent en faisceaux entrecroisés qui en représentent la trame.

D'après Arnold, la présence presque exclusive à la périphérie du noyau des travées de chromatine, l'existence des noyaux sphériques et l'absence de figures plaidant en faveur de la deuxième hypothèse, doivent faire admettre son interprétation.

Nous devons avouer que ces motifs ne nous paraissent nullement décisifs. Arnold ne semble pas s'être aperçu qu'il a confondu, à plusieurs reprises, le caryoplasme avec l'ilot de cytoplasme emprisonné dans les noyaux en corbeille (1). La fig. 5 de son premier travail (2) sur cette question ne représente certainement pas un noyau sphérique qui, par une modification dans la disposition des filaments de chromatine, est en train de se transformer en noyau en corbeille. Dans nos nombreuses préparations, nous n'avons pu saisir cette transformation; c'est pourquoi nous préférons considérer les anneaux comme formés par la soudure des deux extrémités libres d'un noyau en fer à cheval, et les corbeilles par des sutures latérales et multiples de noyaux ramifiés.

Nous ne nous sommes occupé jusqu'ici que de la forme extérieure du noyau, il nous reste à dire quelques mots de sa structure intime. C'est celle de la plupart des noyaux quiescents; on y distingue une membrane bien marquée, souvent à double contour, et un contenu composé d'un caryoplasme clair, de nucléoles et d'un filament de nucléine. Celui-ci tapisse la face interne de la membrane, et forme apparemment, par ses entrecroisements, un réseau à mailles assez larges.

Quant au protoplasme des cellules géantes, il se présente sous deux aspects bien différents. Tantôt il ressemble à celui de la plupart des cellules, et, dans ce cas, il est clair, légèrement granuleux, peu transparent, fig. 6 et 8. Tantôt il se fait remarquer par sa forte réfringence, et son aspect sombre dû à une multitude de granulations excessivement fines et serrées, fig. 1 à 3. Entre ces deux manières d'être, on peut observer toutes les transitions; bien

(1) J. B. Carnoy à bien interprété ces noyaux : *Biologie cellulaire*, p. 262, fig. 130.

(2) J. Arnold : *Beobachtungen über Kerne*, etc.

plus, on les rencontre quelquefois réunies dans la même cellule, FIG. 4, 5 et 7. Dans les FIG. 4 et 5, le protoplasme est clair dans les couches périnucléaires, et sombre dans les périphériques. Dans la FIG. 7, le protoplasme clair enveloppe presque de tous côtés un bloc de protoplasme sombre.

Nous tenons à attirer l'attention du lecteur sur ces deux manières d'être bien différentes du cytoplasme de nos cellules géantes, d'autant plus que, dans ces derniers temps, on a essayé à plusieurs reprises, en se fondant sur certains caractères du protoplasme, d'établir des distinctions tranchées entre des éléments que l'on considérait comme identiques.

C'est ainsi que Löwit (1) classe les petites cellules incolores de la moelle en érythroblastes et en leucoblastes, en basant en partie sa distinction sur des différences de cette nature. L'exemple de nos grandes cellules montre combien on doit être prudent dans ce genre de classification. Heidenhain et ses élèves ont du reste démontré depuis longtemps que les cellules glandulaires varient beaucoup dans leurs propriétés optiques, suivant qu'elles sont à l'état de repos ou d'activité. Aussi ne peut-on être assez réservé, en adoptant comme élement de classification, un objet aussi changeant dans ses aspects, que le protoplasme en certains cas.

Pour compléter la description des cellules géantes, mentionnons qu'elles sont souvent blotties dans une cavité, qui n'est qu'une simple vacuole; on peut s'en assurer en examinant les contours de la membrane cellulaire, FIG. 6. Arnold a figuré également ce détail.

Enfin nous avons observé souvent des soulèvements de la membrane cellulaire, sous forme de bulles plus ou moins grosses et plus ou moins nombreuses, FIG. 13 et suivantes. Dans certains cas, ces soulèvements acquièrent des proportions telles que la cellule semblent comme suspendue au milieu d'un espace vide. Ces renflements existent-ils pendant la vie, ou bien sont-ils l'effet des agents durcissants, tels que la solution de Flemming? Nous n'oserions répondre avec certitude à cette question. Nous inclinons cependant vers la première supposition, et pour plusieurs motifs.

D'abord nous avons observé ces soulèvements dans nos coupes, c'est-à-dire sur des cellules qui avaient subi l'action des réactifs au sein des tissus, et qui se trouvaient soutenues de tous côtés par les éléments voisins. En second lieu, quelque énormes que fussent les soulèvements, nous n'avons jamais remarqué dans leur voisinage des signes de compression ou de refoule-

(1) Löwit : *Ueber Neubildung und Zerfall weisser Blutkorperchen;* Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 1885, III Abth.

ment, qui n'auraient pas manqué de se produire, si la membrane avait été soulevée par l'action des réactifs. De plus toutes les cellules ne présentaient pas ces boursouflures, et nous ne comprenons pas comment les unes seraient restées intactes, tandis que les autres auraient subi une altération si marquée. Enfin nous avons obtenu des images semblables non seulement après avoir durci la moelle dans la liqueur de Flemming, mais également après l'avoir soumise directement à l'action de l'acide osmique à 2 et 3 °/₀₀ et additionné de 6 °/₀₀ de sel marin. On sait que ce liquide s'oppose par sa densité à l'introduction violente de l'eau à l'intérieur des cellules, et qu'il les fixe parfaitement. Quoiqu'il en soit de la valeur de ces soulèvements, en isolant les cellules géantes des éléments voisins, ils contribuent beaucoup à faciliter leur étude.

Comme le lecteur s'en sera aperçu, les cellules que nous venons de décrire se rangent dans la première variété établie par Arnold, et caractérisée par un noyau hyalin et pauvre en chromatine. Nous n'avons rencontré que très rarement, chez le lapin, la deuxième variété, à noyau brillant, et se colorant intensément. Chez la plupart des animaux que nous avons examinés, cette dernière faisait complètement défaut; chez quelques autres, elle n'était représentée que par de rares exemplaires. Nos recherches ont néanmoins porté sur plus de 30 lapins, de tout âge. Il n'entre nullement dans notre intention de vouloir mettre en suspicion les observations d'Arnold, d'autant plus que chez d'autres animaux, le rat par exemple, nous avons rencontré la deuxième espèce en grande abondance. A quoi tient cette différence? Nous ne saurions le dire; peut-être trouve-t-elle sa raison dans la diversité des races qui ont fait l'objet des recherches, Arnold ayant probablement fait ses études sur une autre race de lapin que la nôtre. Cette supposition peut paraître singulière, mais nous verrons plus loin qu'elle explique d'autres faits encore.

2° *Cellule en division.*

Il nous est impossible de dire avec certitude si les cellules géantes se divisent par sténose en deux moitiés égales. Nous en avons rencontré quelques-unes dont le noyau présentait un étranglement circulaire, par exemple celle qui est reproduite dans la fig. 8, mais nos observations n'ont pas été assez décisives pour permettre d'affirmer que nous avions bien devant nous des cellules en division.

Il n'en est pas de même de la division en deux ou plusieurs éléments inégaux. Celle-ci constitue en effet un phénomène fréquent. Nous l'avons représentée dans les fig. 9 à 23 de la Pl. I.

La première étape de cette division consiste en ce qu'une bosselure du noyau se détache par étranglement, et acquiert ainsi une individualité propre. Le fragment reste dans le voisinage du noyau, ou bien s'en éloigne à une distance variable. Immédiatement après son isolement, il présente une forme arrondie, et sa structure intime est la même que celle du noyau dont il provient, c'est-à-dire que le filament nucléinien forme un lacis à mailles larges, et qu'il cède facilement la safranine à l'alcool. Des fragments de cette nature sont représentés dans les FIG. 9*b*, 11*b*' et 12*b*. Mais ils ne conservent pas longtemps ces caractères. Ils s'étirent, prennent la forme d'un boudin mince, d'un S, d'un fer-à-cheval ou d'une figure plus compliquée encore; d'ordinaire, ils se couvrent en même temps d'incisures plus ou moins profondes, qui leur donnent un aspect moniliforme.

Pendant que le jeune noyau subit ces transformations extérieures, il éprouve des modifications intimes, qui ont pour but de rapprocher les anses du filament nucléinien, FIG. 10 et 11*b*. Celles-ci peuvent même se tasser au point de se toucher. Elles semblent alors fondues les unes dans les autres, et donnent au noyau une apparence homogène. Au fur et à mesure qu'elles se rapprochent, les mailles qu'elles circonscrivent deviennent plus étroites. On dirait que le noyau subit, suivant un de ses diamètres, un mouvement de rétraction qui a pour effet de l'étirer, de l'étrangler de distance en distance, et de condenser les anses du filament en un faisceau mince. En même temps son affinité pour les matières colorantes s'est modifiée profondément. Aussi longtemps qu'il faisait partie intégrante du noyau principal, il cédait rapidement la safranine à l'alcool; il se comportait de la même façon après sa séparation, alors qu'il avait encore une forme arrondie et la structure du noyau primitif; à présent, il retient les substances colorantes avec une grande énergie, de sorte qu'il reste coloré aussi intensément que les figures de la division cinétique.

Nous ne saurions dire si ce changement est dû à une augmentation ou à une modification de la nucléine, ou bien à des conditions différentes de l'osmose. Il est vrai que les mailles du réseau nucléinien sont devenues plus petites, mais il serait illogique de conclure de ce fait que les anses sont devenues plus nombreuses; celles-ci peuvent s'être simplement rapprochées par un mouvement de rétraction du noyau.

Jusqu'ici le jeune noyau n'a pas encore de cytoplasme propre, mais il l'acquerra bientôt aux dépens du protoplasme de la cellule-mère. Dans les cas où celle-ci possède un corps protoplasmatique sombre, on voit le territoire

de la future cellule-fille apparaître autour du fragment nucléaire sous la forme d'une auréole claire, qui s'élargit de plus en plus, FIG. 11*a*. Quand celle-ci a acquis la dimension voulue, une membrane cellulaire s'établit entre elle et le restant du protoplasme, et la cellule-fille est constituée dans toutes ses parties, FIG. 12*cf* et suivantes.

Ce processus peut se renouveler plusieurs fois de suite; et l'on en rencontre parfois les étapes diverses dans une seule et même cellule, FIG. 11 et 12. On doit le considérer comme une sténose, dans laquelle le noyau s'étrangle en deux portions très inégales. En outre, tandis que dans la division acinétique ordinaire le protoplasme se segmente en deux moitiés adéquates, il se répartit dans nos cellules géantes aussi inégalement que la substance nucléaire elle-même; la plus grande masse reste au noyau principal, la plus petite revient à la cellule-fille. Si le fragment nucléaire se trouve près de la périphérie de la cellule, la démarcation qui s'établit entre lui et la cellule-mère rejoint la membrane cellulaire primitive, et les deux éléments deviennent indépendants. Si au contraire la jeune cellule est plus rapprochée du centre, elle reste enclavée à l'intérieur de la grande et la division est endogène. Nous avons habituellement observé ce dernier mode chez le lapin.

La quantité des cellules-filles renfermées dans la cellule géante varie beaucoup; généralement elles ne sont pas très nombreuses.

Cependant, dans nos observations sur un jeune lapin, nous avons constaté à ce sujet des particularités qui méritent une description spéciale. Bon nombre de cellules géantes y constituaient de véritables cystes, renfermant jusqu'à 200 petites cellules et davantage. Nous avons essayé d'en représenter quelques-unes dans les FIG. 14 à 22, mais pour ne pas compliquer les dessins, nous avons été obligé de réduire le nombre des couches cellulaires à 2, au lieu d'en représenter 4 à 5 (1).

Le noyau principal de ces cystes est régulièrement refoulé à la périphérie. Sa surface extérieure est convexe, l'intérieure est plane ou concave, et, dans ce dernier cas, la courbure est souvent très prononcée, de façon qu'elle peut loger plusieurs petites cellules. C'est même généralement dans la concavité du noyau qu'apparaissent les premières cellules-filles, comme le montrent les FIG. 12, 15 et 16. Dans ces figures, l'élément nucléaire possédait la forme d'une calotte, à convexité tournée vers l'extérieur, et renfermait un certain nombre de petites cellules. Pour plus de clarté nous avons figuré le noyau

(1) Ces cystes n'étaient pas rares; dans certaines coupes on en comptait jusqu'à 20.

en coupe optique passant au niveau des cellules-filles; il se présente par conséquent sous la forme d'un anneau fermé ou ouvert. On pouvait s'assurer facilement, en faisant manœuvrer la vis du microscope, que sa forme réelle était celle d'un hémisphère creux, dans la cavité duquel les nouvelles cellules étaient blotties.

Lorsque ces dernières deviennent nombreuses, elles se répandent dans toute la cellule géante. Le protoplasme se raréfie de plus en plus, et, finalement, n'est plus représenté que par une couche circulaire à contour simple, et par des cloisons minces montrant des nodosités triangulaires au point où elles s'insèrent sur la membrane de la cellule; ces détails sont marqués dans la FIG. 22.

On peut admettre en toute certitude que les petites cellules ne sont pas des globules blancs émigrés à l'intérieur de la grande, car, outre que ce phénomène est sans exemple dans l'histologie animale, nous pouvons assister à tous les stades de leur formation.

Reste à savoir si chacune d'elles dérive directement du noyau par le processus que nous avons décrit, ou bien si elles ont la faculté de se multiplier au sein de la cellule-mère elle-même.

Si nous avions pu trouver à l'intérieur des cystes des couronnes équatoriales ou polaires, la réponse eut été facile, mais, malgré nos efforts, nous n'avons pu y découvrir une seule figure caractéristique de la cinèse. En conclure que les petites cellules ne subissent pas de division, serait évidemment hasardé, puisque nous savons que les cellules peuvent aussi se multiplier par sténose. Malheureusement ce dernier mode de division ne présente aucun caractère bien tranché. Les noyaux des cellules-filles offrent, il est vrai, de nombreux étranglements, et leur protoplasme montre çà et là une incision circulaire, mais ces signes nous paraissent insuffisants pour permettre d'en tirer une conclusion décisive.

Nous avons essayé de trancher la question par une voie détournée. Dans le cas où le noyau principal aurait fourni directement les noyaux de toutes les petites cellules, on aurait pu espérer de le voir diminuer de volume dans une mesure correspondante. Or cette diminution ne s'observe pas. En parcourant les FIG. 1 à 21, le lecteur peut facilement reconnaître que le noyau géant possède sensiblement la même taille dans toutes les cellules, soit qu'elles renferment de nombreuses cellules-filles, soit qu'elles n'en présentent aucune. D'un autre côté, il serait faux de vouloir en déduire qu'il participe seulement à la formation des premiers éléments, car il pourrait

s'accroître et se compléter à nouveau au fur et à mesure qu'il fournit les jeunes noyaux. Le volume du noyau ne peut donc éclaircir la question.

Mais, si la multiplication des cellules-filles ne peut pas être prouvée en toute certitude, nous avons cependant observé deux faits qui tendent à faire admettre sa probabilité.

Ainsi, nous n'avons pas trouvé de fragments nucléaires privés de cytoplasme propre, quand le nombre des cellules de nouvelle formation avait atteint un chiffre un peu élevé. Il est vrai que dans ce cas, l'observation devient difficile.

En second lieu, les cellules-filles forment souvent des nids, composés de 2 à 20 éléments et plus, et qu'on dirait issus d'une seule et même cellule. Ils sont sphériques, nettement limités, sans cloisons protoplasmatiques à leur intérieur, et, lorsqu'ils acquièrent un volume notable, ils refoulent les parties voisines, au point de produire parfois une saillie arrondie à la surface de la cellule-mère. On dirait que ces nids sont le siége d'un mouvement d'expansion propre, et qui ne peut s'expliquer que par une multiplication des cellules-filles.

Une question intéressante est celle qui a trait aux modifications du noyau géant avant et pendant sa division. Ce point méritait d'autant plus notre attention qu'Arnold avait signalé, dans ses traveaux sur cet objet, des changements importants : l'augmentation de la chromatine, l'apparition d'une chromatine diffuse, la disposition nouvelle des filaments, etc... Nous avons étudié particulièrement ces différents détails, et nous pouvons affirmer d'une manière absolue que, chez nos animaux, nous n'avons observé ni accroissement notable de la nucléine figurée, ni formation d'une chromatine diffuse, ni complication plus grande dans la forme nucléaire. Ordinairement l'étranglement n'était précédé, ni accompagné d'aucun changement visible dans les propriétés du noyau. Quelquefois cependant le filament nucléinien était un peu plus gros, plus régulier serré, mais nous avons retrouvé souvent cet état dans des cellules entièrement au repos, et vides de tout élément jeune. D'ailleurs nous avons rencontré fréquemment des cystes renfermant jusqu'à 50 cellules et plus, et dont le noyau offrait bien le type le plus accentué du noyau quiescent, tant par l'écartement des anses du filament et la présence de nombreux nucléoles, que par la grande facilité avec laquelle il cédait la safranine à l'alcool.

Si nous n'avons pu constater à l'intérieur des noyaux des changements en rapports évidents avec une division prochaine, nous y avons par contre

observé des modifications produites par des causes extérieures et étrangères à tout phénomène de diérèse.

Les noyaux de certaines cellules présentent çà et là des portions rétrécies, à l'intérieur desquelles les anses du filament nucléinien se sont rapprochées, ou même apparemment fondues en une masse unique, d'aspect homogène. La cause de ce phénomène est facile à saisir; elle réside constamment dans une compression exercée de dehors en dedans sur l'élément nucléaire par des ilots de cellules-filles. Les FIG. **12**, **15**, **16**, **17** et **19** ont pour but de montrer cette particularité. Tandis que les noyaux des cellules **12**, **15** et **16** ont conservé leur aspect ordinaire dans leur plus grande étendue, ils présentent, en *c*, une portion comprimée dans laquelle les cordons nucléiniens se sont fortement rapprochés. Dans les cellules **17** et **19**, la compression va plus loin encore. Dans la dernière, deux bosselures du noyau sont réduites à des pointes fines, sans structure appréciable, et qui se perdent entre les cellules voisines.

Phénomène singulier! les parties comprimées ont subi, dans leur affinité pour la safranine, un changement profond. Au lieu de se décolorer, comme le restant du noyau, après un court séjour dans l'alcool, elles retiennent la matière colorante avec autant d'énergie que les figures cinétiques. Elles restent colorées intensément, et tranchent nettement sur la partie du noyau non comprimée. Nous voyons ainsi de simples causes mécaniques externes produire, dans l'affinité de la nucléine pour les agents colorants, des modifications que l'on considère comme propres à la division cinétique.

Outre les noyaux comprimés en un ou plusieurs points de leur étendue, on en rencontre d'autres qui le sont dans leur totalité. Ils appartiennent à des cystes bourrés de cellules-filles, et dont le protoplasme a presque complétement disparu. Le noyau est réduit alors à quelques cordons minces, qui s'entrecroisent sous des angles divers, de façon à former une espèce de treillage dont les mailles sont occupées par les petites cellules. Parmi ces cordons, les uns ne constituent plus que de simples lignes, dont il est souvent impossible de reconnaître les points d'attache; les autres sont plus gros et possèdent un double contour. Leur structure est homogène, c'est-à-dire qu'on n'y distingue ni caryoplasme, ni filaments, ni nucléoles, et ils se colorent très-intensément par le vert de méthyle. Il n'est donc pas possible de les confondre avec des cloisons protoplasmatiques. Leur distribution s'oppose du reste à cette interprétation; en effet ils n'occupent qu'une partie du cyste, et par leur ensemble, ils rappellent très bien la situation

et la forme du noyau dont ils dérivent. Un de ces cystes se trouve représenté dans la FIG. 22.

Ajoutons qu'entre le noyau de cette dernière figure et les noyaux des FIG. 12, 15, 16 et 17, on trouve toutes les transitions. La FIG. 19 peut servir à démontrer ce point.

Que penser de la FIG. 22? Nous sommes d'avis qu'elle constitue, avec les 5 figures précédentes, un stade normal dans l'évolution de nos cystes, évolution qui finit par l'atrophie complète du noyau et par la mise en liberté des cellules-filles.

Nous avons en effet rencontré plusieurs amas de cellules libres, dérivés sans aucun doute de productions semblables. Ces groupes cellulaires étaient nettement délimités, ils présentaient la forme et le volume des grands cystes, et, malgré leur étendue, ne renfermaient ni vaisseaux ni éléments de soutien. Toutes les cellules entrant dans leur composition étaient semblables; elles avaient le volume des cellules-filles, et possédaient le même noyau en boudin, en spirale, etc., dont le filament nucléinien formait des mailles étroites; quelquefois, à cause de leur rapprochement intime, le noyau semblait homogène et, point important, il retenait toujours la matière colorante avec une grande intensité. Cette dernière propriété faisait ressortir encore plus nettement le groupe cellulaire sur le tissu voisin, dont la plupart des éléments s'étaient complétement décolorés dans l'alcool.

La FIG. 23 représente un de ces amas. A sa forme et à son volume on reconnait facilement un ancien cyste; de plus la membrane, *m*, de la cellule-mère est encore visible d'un côté, ailleurs elle a complétement disparu. Entre les cellules, moins condensées que dans les figures précédentes, se trouve, en certains endroits, une masse pâle, *p*, légèrement granuleuse; elle dérive probablement de restes de la cellule géante. Nous avons figuré, en *n*, quelques cellules avoisinantes qui, par l'inégalité de leur volume, la forme de leur noyau et leur affinité inégale, mais en général faible pour les réactifs colorants, contrastent vivement avec celles qui dérivent du cyste. Il faut se représenter le cyste environné de tous côtés par des éléments de cette nature.

Dans le genre de cystes que nous avons reproduit dans la FIG. 22, les cellules-filles n'acquièrent leur indépendance que fort tard, après la disparition du noyau. Il n'en est pas toujours ainsi. Souvent elles abandonnent le protoplasme de la cellule-mère beaucoup plus tôt, le noyau étant encore par-

faitement conservé. Elles font alors irruption dans les cavités formées par les soulèvements de la membrane cellulaire, et dont nous avons parlé plus haut.

Nous avons figuré la sortie précoce des cellules dans les FIG. **17** et **18**. Ces figures fournissent une nouvelle preuve à l'appui de l'opinion qui considère ces productions comme dues à un phénomène vital, à une irruption d'eau par exemple, et non à l'action des réactifs.

B. Sténose chez le rat.

1° *Cellule au repos.*

La moelle osseuse du rat *(Mus decumanus)* renferme en grande abondance les deux variétés de cellules géantes décrites par ARNOLD. Par ce caractère, elle se distingue nettement de la moelle du lapin, où la variété qui se colore intensément est à peine représentée.

Les FIG. **72** à **82** montrent quelques-unes de ces cellules.

Les FIG. **72** à **77** représentent la première espèce. Le noyau y apparaît comme une tache claire; le vert de méthyle y décèle nettement un réseau nucléinien à mailles larges, et un certain nombre de nucléoles; le caryoplasme, qui est abondant, reste incolore, de même que la membrane.

Les cellules **72** et **74** renferment un noyau en bissac, la cellule **75** un noyau en anneau, les cellules **73**, **76** et **77** un noyau sphérique et couvert de nombreuses bosselures. Comme il est facile de le voir, ces noyaux sont identiques à ceux du lapin, PL. I, FIG. **1** et suivantes.

Tout en offrant une conformation extérieure analogue au noyau de la cellule **75**, le noyau de la FIG. **81** possède une structure bien différente, et qui se rencontre fréquemment chez le rat. Il est très réfringent; il se détache sur le protoplasme sous la forme d'une tache brillante et présente toutes les apparences d'un corps homogène, dans lequel on ne distingue ni membrane enveloppante, ni caryoplasme, ni filament de nucléine, ni nucléoles. Soumis à l'action du vert de méthyle, il se colore d'une façon homogène et intense. Il possède en un mot tous les caractères des noyaux riches en chromatine d'ARNOLD.

Ce savant a observé chez le lapin que les noyaux fortement colorés présentaient en général une forme plus compliquée que les noyaux pâles; nous avons fait la même remarque chez le rat, comme on peut s'en convaincre par l'inspection des FIG. **72** à **82**.

Il n'est pas douteux, comme ARNOLD l'a reconnu également, que les

noyaux compliqués dérivent des noyaux simples. On trouve en effet toutes les transitions désirables, FIG. 78, 79, 80 et 82. D'après cet auteur, cette transformation est due, chez le lapin à une augmentation de la chromatine figurée, à l'apparition d'une chromatine diffuse et à un changement dans la disposition des filaments chromatiques. Nous devons renvoyer pour les détails de cette évolution à l'historique esquissé plus haut, p. 246.

Chez le rat, les choses sont loin de se passer de cette façon. La chromatine diffuse ne s'y montre pas du tout, et l'augmentation de la chromatine figurée, si tant est qu'elle existe, n'est pas la cause de l'homogénité et de la coloration intense du noyau. Ces propriétés trouvent leur raison d'être essentielle dans un mouvement de retrait de l'élément nucléaire, lequel a pour résultat de rapprocher latéralement les unes contre les autres les anses du filament de nucléine. Au fur et à mesure que le noyau revient sur lui-même, les circonvolutions du filament se rapprochent davantage, et les mailles remplies de caryoplasme deviennent plus étroites. On obtient alors la forme de noyau représentée dans les FIG. 78 et 79. Les mailles y sont notablement plus petites que dans les figures précédentes. La rétraction continuant, elles se réduisent à de simples points, FIG. 80; ceux-ci finissent par disparaître à leur tour, et le noyau prend l'aspect d'un corps parfaitement homogène FIG. 81.

Cette rétraction du noyau n'est pas une pure hypothèse; elle est au contraire facile à établir. Il suffit pour cela de comparer, dans les deux variétés de cellules, le volume de l'élément nucléaire à la masse cellulaire totale. Tandis que, dans la première, le noyau s'étend jusque près de la membrane et constitue une portion considérable de la cellule, FIG. 72 à 77, il n'en forme plus qu'une petite partie dans la seconde, FIG. 78 à 82. Cette disproportion est constante, et l'on peut dire d'une façon générale, que plus les mailles circonscrites par les anses sont étroites, plus le noyau est petit.

Dans la FIG. 80, le protoplasme, pour un motif quelconque, n'a pas suivi, en *r*, la rétraction du noyau; entre les deux se trouve un espace rempli par du suc cellulaire. Dans la FIG. 82, le retrait ne s'est pas effectué partout dans la même mesure. Il a atteint ses dernières limites dans la plus grande partie du noyau, celle qui offre une teinte noire uniforme; dans l'autre, représentée par une bande large, *f*, le tassement est resté incomplet et l'on y distingue encore nettement les anses de nucléine, séparées par des mailles linéaires de caryoplasme incolore.

Le retrait du noyau explique non seulement son homogénéité, mais aussi toutes ses autres propriétés nouvelles.

Ainsi, il rend très bien compte de l'augmentation de sa réfringence. Nous avons vu que la rétraction s'exécute aux dépens du caryoplasme, qui est la partie la moins réfringente de l'élément nucléaire; d'un autre côté, elle a pour effet de rapprocher les anses éparses de nucléine et d'en faire une masse compacte, qui produit à son pourtour une auréole de dispersion considérable.

La rétraction rend compte également de la coloration intense des noyaux homogènes, sans qu'il soit nécessaire, pour expliquer ce phénomène, de recourir à une augmentation de la nucléine ou de la chromatine. Dans les noyaux à mailles larges, les éléments colorés sont séparés par des champs incolores, relativement étendus, et qui ont pour effet d'amortir la vivacité de la coloration. Dans les noyaux revenus sur eux-mêmes, les anses serrées forment une couche continue, et quoique, individuellement, elles ne fixent pas plus de matière colorante que les filaments espacés, elles produisent par leur juxtaposition une impression beaucoup plus vive sur la rétine que si elles étaient isolées.

Il va de soi que la coloration vive, produite par le tassement des anses, n'exclue nullement une augmentation réelle de la nucléine. L'un phénomène peut fort bien se dérouler à côté de l'autre. Notre attention a été attirée d'autant plus sur ce point, qu'ARNOLD (1) a décrit chez le lapin un accroissement considérable de la chromatine. Nous avons donc comparé attentivement entre eux, au point de vue du nombre des anses, les noyaux à mailles larges et ceux à mailles linéaires. Pendant cette opération, on s'aperçoit aisément que les noyaux pâles présentent sous le rapport de la richesse du réseau nucléinien des différences notables. Les uns ont un filament peu développé et circonscrivant des mailles relativement grandes; il est évident, à première vue, qu'ils ne peuvent donner par simple rétraction des noyaux aussi fournis en anses que le sont ceux des FIG. **78**, **79**, **80**. Mais, à côté de ces éléments pauvres, on en trouve d'autres, plus nombreux, à filament serré, circonscrivant des mailles étroites, et qui, en revenant sur eux-mêmes, pourront se transformer directement, sans modifications nouvelles, en noyaux homogènes. Tels sont les noyaux représentés dans les FIG. **72** à **77**; ils n'ont encore subi aucune diminution de volume; ils fourniraient des noyaux

(1) Loc. cit.

aussi compacts que ceux des cellules **78**, **79** et suivantes. Par contre nous avons rencontré des noyaux rétractés, tellement riches en anses qu'il nous semblait difficile de les faire dériver des noyaux pâles, sans allongement préalable du filament. Y avait-t-il eu chez ceux-là un accroissement véritable de nucléine ou de chromatine, nous n'oserions l'affirmer. Toujours est-il que, dans le grand nombre des cas, cette augmentation n'est pas sensible, et qu'il est inutile d'y recourir pour rendre compte de la coloration intense du noyau.

Enfin le retrait explique également pourquoi les noyaux fortement colorés ont généralement une forme plus compliquée que les noyaux pâles. Rappelons à ce propos ce que nous avons constaté chez le lapin. Nous y avons vu que bien des noyaux simples et massifs en apparence, ont une configuration très complexe. Il en est de même chez le rat. Beaucoup de noyaux y possèdent une configuration simple, celle d'une sphère bossuée par exemple, alors qu'ils ont la forme d'un anneau, d'une corbeille ou d'une figure analogue. Leur configuration véritable est masquée par le développement des bosselures, mais il suffit d'un mouvement de retrait pour qu'elle apparaisse dans sa réalité.

D'après ARNOLD, la transformation des noyaux simples, en noyaux compliqués s'opère, chez le lapin, d'une toute autre façon. Les filaments de chromatine, disposés périphériquement en une couche continue, se retirent de certaines places qu'ils laissent vides, et se concentrent ailleurs en faisceaux pour constituer un réseau à travées épaisses (1). Celui-ci emprisonne une substance granuleuse qui n'est autre, d'après cet auteur, que le suc cellulaire du noyau sphérique, et qui, à présent, se perd sans délimitation précise dans le protoplasme de la cellule.

Nous n'avons rien observé d'analogue chez le rat, et nous sommes porté à croire qu'ARNOLD fait erreur. Il est certain pour nous que la figure déjà citée de son premier travail n'a aucun rapport avec la transformation des noyaux sphériques en noyaux en corbeille; elle représente tout simplement un noyau ou le filament forme en certains endroits un lacis serré, tandis qu'en d'autres il fait défaut, ou ne montre que quelques rares anses. En ce qui concerne le filament nucléinien, son noyau est analogue, sinon identique, à celui de la FIG. **25**, et rien ne prouve qu'il dérive d'un élément sphérique à la périphérie duquel la chromatine formait une couche continue.

(1) Loc. cit.

D'ailleurs le retrait du noyau ne constitue pas un fait isolé dans la biologie. C. SCHMIDT (1) a observé dans les cellules glandulaires deux formes d'éléments nucléaires. Dans la cellule au repos le noyau était petit, irrégulièrement conformé, anguleux; il se colorait d'une manière intense et homogène. On ne pouvait distinguer à son intérieur ni nucléoles, ni granulations. Dans la cellule en travail au contraire le noyau était arrondi, plus volumineux; il présentait une coloration moins franche et laissait voir une structure intérieure.

On ne peut méconnaître dans cette description la ressemblance frappante qui existe entre les noyaux des cellules glandulaires et ceux des cellules géantes. Cet exemple montre en outre que l'état de rétraction peut être passager, et qu'il est placé dans certaines conditions sous la dépendance de l'activité cellulaire.

2° *Cellule en division.*

Il nous reste à examiner si le retrait du noyau ne constitue pas une première étape dans la division des cellules géantes.

Quand on dissocie un morceau de moelle dans un liquide à la fois fixateur et colorant, on ne manque jamais de trouver plusieurs cellules dans lesquelles le noyau, après être revenu sur lui-même, s'est fragmenté en plusieurs morceaux. Nous avons représenté une de ces cellules dans la FIG. **87**. Le noyau s'y est résolu en 6 fragments. En étudiant le mode suivant lequel il se segmente, on constate qu'il subit la division par sténose, et cette division se fait le plus souvent au niveau des étranglements qui séparent les portions renflées. Les incisures deviennent plus profondes et finalement elles coupent l'élément nucléaire en plusieurs tronçons. Ceux-ci se dispersent dans toute la cellule; le protoplasme entre à son tour en division, soit simultanément, soit en plusieurs temps, et il donne naissance à autant de cellules nouvelles qu'il s'est formé de noyaux jeunes.

Tels sont les phénomènes que l'on observe dans les cellules à noyau rétracté, mais ils ne sont nullement propres à ces éléments. On les rencontre également dans les cellules à noyau pâle, et dans celles qui établissent la transition entre les deux variétés. Chez certains animaux, les noyaux étalés sont même le siège d'une division aussi active que celle des noyaux homogènes.

---

(1) C. SCHMIDT : *Ueber Kernveranderung in den Secretionszellen.* Dissert.; Breslau, 1882.

Nous avons représenté ces différents états dans les FIG. 83 et suivantes. Les FIG. 83 et 84 se rapportent à des noyaux qui ne présentent pas la moindre rétraction; le premier a subi une segmentation, et le second deux. Dans les FIG. 85 et 86, on voit des noyaux revenus modérément sur eux-mêmes, et qui vont probablement donner naissance à 6 fragments. Dans la FIG. 85, il y en a déjà cinq; dans la FIG. 86, la division est moins avancée, l'étranglement est achevé à trois places, et en voie de se compléter à autant d'autres. Les FIG. 88 et 89 sont le siège de phénomènes analogues.

Nous prévoyons une objection : les noyaux des FIG. 83 à 89, mais surtout ceux des FIG. 83 et 84, ne sont pas le résultat de la division de noyaux épanouis ou imparfaitement rétractés, mais ils dérivent de noyaux homogènes dont les différents fragments, primitivement compacts, sont retournés à la forme étalée avant la division du protoplasme.

Cette interprétation nous semble contraire aux faits. Ainsi les FIG. 85 et 86 représentent bien certainement un noyau à l'instant précis de la division. Or leurs fragments sont loin de posséder une structure homogène, au contraire on distingue à leur intérieur des mailles, petites il est vrai, mais encore nettement marquées. La même remarque s'applique aux FIG. 88 et 89. En outre, les cellules analogues à celles représentées dans les FIG. 83 et 84 sont trop fréquentes, pour qu'on puisse les expliquer par un retard survenu dans la plasmodiérèse; celle-ci survient plus tôt. Enfin n'oublions pas que, chez le lapin, nous avons constaté un phénomène semblable : nous y avons vu la segmentation s'opérer sans être précédée d'aucune modification sensible dans l'état du noyau, FIG. 9, 10, 11 et suivantes. Nous pourrions ajouter que ce phénomène constitue la règle dans la sténose binaire, et nous ne voyons pas pourquoi il ne serait pas mis en jeu dans la sténose multiple.

Le lecteur aura remarqué que, chez le rat, la division des cellules géantes s'opère suivant un mode tout différent de celui décrit chez le lapin par ARNOLD. Chez ce dernier animal, la multiplication serait précédée d'une forte augmentation de la chromatine figurée, de l'apparition d'une chromatine diffuse et d'une ordonnance nouvelle dans la disposition des filaments. Ce remaniement du noyau achevé, la chromatine abandonnerait certains départements de l'élément nucléaire pour s'amasser exclusivement en d'autres. Ceux qui sont évacués se colorent de moins en moins, ils ne forment plus que des gaines incolores, qui deviennent filiformes et finissent par disparaître. Les parties où la chromatine s'est accumulée de-

viennent, par le fait même indépendantes les unes des autres, et constituent les noyaux nouveaux.

Chez le rat, nous n'avons rien observé de semblable : la division du noyau s'y opère par sténose ou étranglement; celle du protoplasme très probablement au moyen de plaques cellulaires, ainsi qu'on peut en juger par les FIG. 90 et 91.

II.

Cinèse des cellules géantes.

Les cellules géantes de la moelle du lapin se divisent non seulement par sténose, mais aussi par cinèse, seulement leur cinèse présente un caractère particulier : les bâtonnets, au lieu de s'ordonner en deux couronnes polaires, en forment un nombre plus considérable, de sorte que le noyau primitif donne immédiatement naissance au moins à trois noyaux nouveaux.

Ce mode de division est connu sous le nom de cinèse multiple. Il n'a été observé jusqu'ici que dans un petit nombre de cas, et d'une façon insuffisante.

STRASBURGER (1) et SOLTWEDEL (2) ont décrit chez les végétaux des figures caryocinétiques fournissant trois couronnes polaires.

Dans l'histologie animale, la division indirecte multiple n'est connue qu'à l'état pathologique.

MARTIN (3) en a décrit plusieurs étapes dans un carcinome du sein, à croissance rapide. L. WALDSTEIN (4) a trouvé les mêmes figures dans la moelle osseuse, les ganglions lymphatiques et la rate d'un homme mort d'anémie pernicieuse progressive. Enfin ARNOLD (5) a signalé des divisions analogues dans plusieurs tumeurs : sarcomes, carcinomes, épithéliomas, et dans des ganglions lymphatiques hyperplasiés.

Ces trois travaux résument, à notre connaissance, toutes les observations incontestables de cinèse multiple, qui aient été faites dans le règne animal. Toutes se rapportent, comme nous l'avons déjà dit, à des cas pathologiques. Aussi FLEMMING (6) a-t-il pu considérer ce mode comme une aberration pathologique de la division normale : la division binaire. Nos observations

(1) STRASBURGER : *Zellbildung und Zelltheilung*. Jena, 1880.
(2) SOLTWEDEL : *Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen*; Jena. Z. f. Naturw., B. XV.
(3) MARTIN : *Zur Kentniss der indirecten Kerntheilung*; Virch. Arch., B. 86, 1881.
(4) WALDSTEIN : *Ein Fall von progressiver Anemie*; Virch. Arch., B. 91, 1883.
(5) J. ARNOLD : *Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen*; Virch. Arch., B. 98, 1884.
(6) FLEMMING : *Zells., Kern und Zellth.*, p. 289.

démontrent qu'il constitue un processus physiologique au même titre que la cinèse ordinaire.

Le nombre des cellules géantes en division varie considérablement de lapin à lapin. Chez certains animaux, il faut parcourir une série de plusieurs coupes avant de tomber sur une cellule en cinèse; chez d'autres on en trouve une ou deux en moyenne par préparation; chez d'autres encore, elles sont tellement nombreuses qu'une coupe de 4 à 5 millimètres carrés en renferme 4, 5, 6, et même davantage. C'est l'animal chez lequel nous en avons constaté le plus qui a fourni la plupart des figures de la planche I ; on y trouvait la sténose et la cinèse l'une à côté de l'autre, et toutes deux également actives. Les cellules en division cinétique nous ont paru faire défaut chez quelques animaux; peut-être nos investigations à ce sujet n'ont-elles pas été assez prolongées.

Nous avons observé également la cinèse multiple chez le chien; par contre, nous n'avons pu la rencontrer chez le rat; cependant nos recherches y ont été assez nombreuses, et elles ont porté sur un grand nombre d'individus de tout âge.

Pour plus de facilité, nous distinguerons plusieurs étapes dans la cinèse multiple.

Première étape : FIG. 24 à 29.

Constitution de la forme pelotonnée.

Les phénomènes sont les mêmes que ceux que l'on observe dans la cinèse ordinaire. Les anses du filament s'arrondissent et s'épaississent notablement. Les premiers indices de cette transformation se remarquent dans la FIG. 24. Les nucléoles y ont disparu, les mailles du réseau sont devenues plus petites, et le boyau présente par places un épaississement évident. L'évolution est plus accusée dans les figures suivantes; l'épaississement s'est étendu à tout le filament. Dans les FIG. 25, 26 et 27, les anses occupent encore exclusivement la périphérie du noyau, et s'y dessinent, en coupe optique, sous la forme de gros points. Dans les FIG. 28 et 29, elles se sont repliées à l'intérieur du noyau même, de façon à constituer une pelote remplie.

Pendant que le boyau subit ces transformations, la membrane du noyau entre en résolution. Cette membrane est bien marquée dans la FIG 24; dans la FIG. 25 elle est encore visible sous la forme d'une ligne fine, sauf en haut

et à droite où elle a disparu; dans les FIG. 26 à 29 il n'en reste plus de traces, et le boyau plonge librement dans le protoplasme cellulaire.

Durant cette étape et les suivantes, le noyau se comporte vis-à-vis de la safranine, comme les noyaux en cinèse binaire, c'est-à-dire qu'il se décolore difficilement par l'alcool.

Deuxième étape : FIG. 30 à 33.

Le filament se sectionne ensuite en courts tronçons. Ceux-ci ne s'ordonnent pas, comme dans la division ordinaire, en disque ou en anneau, mais en une figure sphérique. Nous avons examiné à ce point de vue plus de deux cents figures cinétiques à boyau sectionné, et nous n'avons pas trouvé une seule couronne équatoriale. Ce stade n'existe donc pas.

Dans certaines cellules, probablement les moins avancées dans la division, les bâtonnets occupent toute l'épaisseur de la sphère nucléinienne. Ceux du centre affectent toutes les directions possibles; ceux de la périphérie, au contraire, sont disposés avec ordre. Ils sont dirigés radialement, une extrémité tournée vers le centre de la cellule, l'autre vers la périphérie, où ils arrivent tous à peu près au même niveau.

Dans d'autres cellules, que nous considérons comme appartenant à un stade ultérieur, tous les bâtonnets sont refoulés en une couche unique à la périphérie du noyau dans l'ordre décrit plus haut. Ils sont répartis d'une façon très égale, de sorte que la surface de la sphère est uniformément hérissée de pointes serrées, représentant les extrémités des bâtonnets nucléiniens.

Le nombre des tronçons est en effet considérable; dans les grandes figures, on en compte facilement plusieurs centaines. Quant à leur forme, il est impossible de dire quelque chose de précis; ils sont trop serrés. Si au lieu d'être droits, comme nous l'avons supposé jusqu'ici, ils étaient recourbés en U, il faudrait se figurer leur courbure tournée vers le centre du noyau, car tous les bouts périphériques sont libres.

Les FIG. 30 à 33 représentent quelques cellules de diverse grandeur, à cette étape. L'hémisphère supérieur du noyau est seul reproduit. Les bâtonnets du pôle correspondant sont vus suivant leur axe, et se présentent conséquemment sous la forme de points; ceux de l'équateur sont vus dans toute leur longueur, et ceux de la zone intermédiaire dans une position oblique.

Troisième étape : FIG. 34 à 43.

La boule nucléinienne perd son homogénéité; elle s'éclaircit en plusieurs endroits, tandis qu'ailleurs elle devient plus dense. Ce changement est dù au transport des bâtonnets, qui abandonnent certains points pour se concentrer sur d'autres. Au début, ce mouvement paraît s'exécuter au hasard et sans but déterminé, mais bientôt l'ordre succède au chaos, et l'on voit se dessiner une disposition nouvelle. Au lieu d'une boule fermée, les bâtonnets forment une corbeille sphérique, à mailles polygonales et d'autant plus nombreuses que le noyau dont elle dérive est plus volumineux. Les plus petites figures ne possèdent que 3 mailles, les plus grandes 15, 20 et même davantage.

On peut voir nettement qu'un certain nombre de bâtonnets sont recourbés en U, la courbure regardant le centre de la corbeille et non celui de la maille, et les extrémités étant dirigées vers la membrane de la cellule. C'est à cause de cette disposition que les travées vues de face paraissent formées de points ou de lignes très courtes, tandis que celles qui sont vues par le côté sont constituées par des éléments allongés. Cet aspect a été bien reproduit dans la FIG. 42.

Il n'est pas douteux que tous les bâtonnets soient recourbés en U, mais leur petitesse et leur tassement rendent la constation de ce fait ordinairement impossible.

Quand on examine attentivement les travées qui se présentent de face, on voit que les unes sont composées d'une seule série de points; les autres, au contraire, en comprennent deux. Nous engageons le lecteur à comparer particulièrement à ce point de vue la FIG. 41 à la FIG. 42; dans la première le dédoublement est des plus manifestes, surtout en bas et à gauche, dans la seconde la série des tronçons est simple. Nous ne pouvons interpréter ce phénomène autrement que par une division longitudinale des bâtonnets. Celle-ci accomplie, le noyau se compose d'une série de polygones convexes, qui se correspondent par leurs bords, et forment par leur agencement une figure sphérique. Chacun d'eux a son contour propre, tandis qu'au début de cette étape, avant le dédoublement des bâtonnets, chaque côté appartenait à la fois à deux polygones.

La FIG. 34 représente le commencement de la dislocation de la boule; celle-ci est plus avancée dans la FIG. 35; en bas et à gauche, on reconnaît déjà nettement la disposition des bâtonnets en séries linéaires; les cellules

suivantes, FIG. 36 à 43, reproduisent l'arrangement des tronçons en figures polygonales. Certaines travées paraissent finir par un bout libre dans le protoplasme cellulaire; cette apparence est due à la courbure des polygones, et elle se produit quand les côtés inférieurs se trouvent dans la projection des côtés supérieurs. Cet aspect est surtout marqué dans les petites cellules, pour un motif facile à comprendre.

Quatrième étape : FIG. 44 à 51.

La figure précédente subit un mouvement d'expansion, qui a pour résultat d'éloigner les polygones du centre de la cellule, et en même temps de les écarter les uns des autres. Ce mouvement se reconnaît très bien à la distance qui sépare les figures cinétiques de la membrane cellulaire, dans les diverses étapes de la division. Dans les trois premières, les bâtonnets sont séparés du contour de la cellule par une couche épaisse de protoplasme; dans la quatrième, FIG. 45 à 50, cette couche est réduite à une mince enveloppe; la FIG. 44 établit la transition entre ces deux états.

Ce mouvement d'expansion permet aux polygones de s'arrondir et de prendre la forme d'anneaux. Ils constituent, à partir de ce moment, les couronnes polaires de la cinèse multiple, et correspondent aux mêmes figures de la division cinétique binaire. En même temps les bâtonnets subissent un changement dans leur direction. Dans le stade précédent, leur courbure était tournée vers le centre de la cellule, à présent elle regarde le centre de la couronne.

Tout en s'écartant les uns des autres, les anneaux de bâtonnets ont conservé la même disposition que les polygones dont ils dérivent. Ils sont ordonnés parallèlement à la surface du protoplasme cellulaire et forment, par leur ensemble, une figure sphérique ou légèrement elliptique. Nous n'avons vu qu'une fois un cercle de bâtonnets placé en dedans des autres. C'était dans une cellule présentant une trentaine de couronnes; une de celles-ci était restée à l'intérieur, peut-être parce qu'elle n'avait pu trouver place à la périphérie; elle correspondait à l'intervalle laissé libre entre deux couronnes et était dirigée parallèlement à ces dernières. Si elle avait été directement opposée à l'une d'elles, on aurait pu prendre le couple ainsi formé pour deux couronnes polaires dérivant d'un même noyau.

Les FIG. 44 à 51 ont pour but de montrer l'arrangement réciproque des couronnes. Pour ne pas rendre les dessins trop compliqués, nous nous

sommes contenté de reproduire seulement la moitié de la sphère ou de l'ellipse formée par la réunion des couronnes. Celles qui se trouvent en entier dans la partie représentée se montrent sous forme de cercles complets; les autres, qui appartiennent pour une portion plus ou moins considérable à l'hémisphère non reproduit, sont indiquées par des demis cercles ou seulement par quelques bâtonnets.

La FIG. **45** renferme deux couronnes entières et trois couronnes incomplètes dont l'une, *i*, n'est représentée que par un ou deux bâtonnets. Il va sans dire que les extrémités des demi-couronnes ne se terminent pas librement dans le protoplasme, mais qu'elles se continuent avec des demi-couronnes semblables, situées plus bas et dans leur projection, comme on peut s'en assurer facilement en faisant monter et descendre la vis micrométrique. La même remarque s'applique à toutes les couronnes incomplètes.

La FIG. **46** laisse voir, en tout ou en partie, 6 couronnes; les FIG. **47** et **48** en contiennent chacune 7; dans la FIG. **50**, on en compte jusqu'à 15 dans l'hémisphère supérieur seul.

La cellule **49** a été dessinée à trois mises au point différentes; elle marque très bien la disposition des couronnes. *A* et *C* représentent, l'un le pôle supérieur, l'autre le pôle inférieur de la cellule; *B* reproduit une zone intermédiaire. Dans les deux premières figures, les anneaux se montrent de face ou à peu près; dans la troisième, ils se présentent sous la forme de demi-cercles, situés près de la périphérie, et circonscrivant une masse de protoplasme dans laquelle on n'aperçoit pas un seul bâtonnet.

Prévenons une objection : les petites couronnes ne sont pas issues d'un noyau géant par une division unique, mais elles sont le produit de la division cinétique d'une cellule polynucléée, dont tous les noyaux sont entrés en division en même temps.

La réponse est facile.

1° Dans la moelle du lapin, nous n'avons trouvé, en fait de cellules multinucléées, que les cellules ostéoclastes et les cellules décrites dans la première partie de ce travail, FIG. **9**, **10**, **11**. Les premières sont exclusivement situées à la périphérie de la moelle, contre les trabécules osseuses, comme nous l'avons dit en commençant; on ne peut donc les confondre avec nos cellules à couronnes multiples, qui occupent une tout autre région : elles siègent en effet à l'intérieur même du tissu médullaire. Quant aux secondes, FIG. **9**, **10**, **11**, elles ne renferment pas assez de fragments nucléaires pour pouvoir fournir un nombre de couronnes aussi

considérable que celui qui est contenu dans les cellules géantes de même volume. Elles ne pourraient atteindre ce chiffre qu'après plusieurs divisions successives; or, on n'observe aucun stade susceptible d'être interprété dans ce sens. De plus, que serait devenu le grand noyau?

2° Les couronnes de nos cellules affectent une disposition toute spéciale, typique, sur laquelle nous avons insisté suffisamment plus haut. Dans les cellules polynucléées en division indirecte, les figures cinétiques sont disséminées dans toute l'épaisseur de la cellule et se présentent dans tous les plans possibles. En outre elles ne sont pas toujours toutes au même stade de la cinèse.

3° Que ferait-on des stades reproduits dans les FIG. **24** à **43**, si l'on se refusait à admettre qu'ils sont les stades précurseurs des FIG. **44** à **51**? A moins de considérer l'évolution des cellules géantes comme terminée une fois qu'elle est arrivée à la troisième étape, ce qui est absurbe, il faut bien reconnaître que la formation des couronnes polaires succède aux phénomènes décrits dans les étapes précédentes.

Il ne peut donc y avoir le moindre doute sur l'origine des couronnes polaires.

Cinquième étape : FIG. **52** à **54**.

Les bâtonnets d'une même couronne se concentrent en boule, la courbure, étant tournée vers le centre, et les extrémités vers la périphérie. Ils forment ainsi des asters, comme les couronnes issues d'une division binaire. Les FIG. **52** à **54** montrent ce groupement. Le protoplasme n'y présente encore aucun indice de division; mais celle-ci ne tarde pas à se faire. En effet, nous n'avons pas réussi à trouver une seule cellule géante avec des noyaux plus avancés dans leur reconstitution que ceux que nous avons reproduits dans les FIG. **52**, **53** et **54**. C'est bien là un signe que la division protoplasmatique s'opère à cette époque.

La moelle est pleine de petits amas cellulaires arrondis que l'on peut très bien considérer comme provenant d'une cellule géante par division cinétique multiple. Leurs cellules sont toutes semblables, et possèdent un noyau à boyau serré, retenant énergiquement la safranine et limité par une membrane, mais les nucléoles y font défaut. Nous avons négligé de dessiner quelques-uns de ces nids, parce que l'on ne peut acquérir la certitude que l'un d'eux, pris en particulier, dérive d'une cellule géante. Il peut avoir une autre origine, et provenir d'une ou de plusieurs petites cellules, par division cinétique binaire répétée. Ce dernier

processus est très fréquent dans la moelle, et, comme le résultat final est le même, il est impossible de savoir si un amas cellulaire déterminé dérive d'une cellule géante ou de petites cellules médullaires.

Jusqu'ici nous nous sommes occupé des phénomènes qui ont leur siège dans le boyau nucléinien; il nous reste à dire quelques mots de ceux que l'on observe dans le protoplasme.

Comme toutes les cellules en cinèse, les cellules géantes présentent un aspect clair; nous n'avons jamais pu constater chez elles la variété à protoplasme sombre, décrite au début de ce travail; cette dernière est propre à la sténose. En outre, elles présentent souvent des vacuoles énormes, FIG. 27 à 33 et suivantes.

L'absence, dans nos figures caryocinétiques, de filaments achromatiques, ou de fuseau, nous a frappé. Nous avons examiné dans la glycérine fortement étendue d'eau, un certain nombre de cellules, au deuxième stade de la division (arrangement des bâtonnets en boule), mais nous n'avons pu y saisir la moindre trace de striation. Pour les autres stades, nous avons dû recourir à des coupes incluses dans le baume de Canada. Après les avoir traitées successivement par le chloroforme et l'alcool, nous les avons étudiées dans l'eau pure. Alors même que l'on est renseigné sur le siège des figures cinétiques, cet examen est très difficile, tant à cause de l'épaisseur de la cellule que de la petitesse des polygones ou des couronnes formées par les bâtonnets. Nos recherches ont porté sur les différents stades de la division, mais nulle part nous n'avons réussi à découvrir des systèmes de fils achromatiques. MARTIN les a observés d'une façon constante; mais ARNOLD, dont les études ont porté sur divers tissus pathologiques, a noté plusieurs fois leur absence. Faut-il supposer qu'ils font réellement défaut dans les cellules de la moelle? Nous n'oserions l'affirmer; de nouvelles recherches seront nécessaires pour trancher cette question d'une façon définitive.

Tels sont les phénomènes que nous avons pu constater lors de la division cinétique multiple des cellules géantes.

Quand nous les mettons en regard de ceux décrits par MARTIN dans un carcinome du sein, nous trouvons qu'ils présentent des points de ressemblance importants. Ainsi, des deux côtés, on constate le même arrangement des bâtonnets, soit en corbeille à mailles polygonales, soit en couronnes polaires multiples. Mais il y a aussi des différences notables. Les cellules carcinomateuses possédaient un système de filaments achromatiques bien marqué, et que nous n'avons pu retrouver dans les cellules géantes. De

plus MARTIN a remarqué plusieurs fois, à l'intérieur des polygones formés par les bâtonnets, un filament pelotonné et très avide de matières colorantes, fait que nous n'avons jamais rencontré. Des recherches ultérieures sont nécessaires pour nous renseigner sur la nature de cet élément, et nous apprendre si la description donnée par ce savant ne repose pas sur de fausses apparences.

Le mode de division des cellules géantes semble avoir plus de ressemblance avec celui qu'ARNOLD a décrit dans diverses productions pathologiques. Cet auteur ne semble pas avoir observé le filament chromatique signalé par MARTIN. Dans un grand nombre de cellules il a trouvé un système achromatique des mieux définis, mais qui faisait défaut dans d'autres. D'après les figures qui accompagnent son travail, et qui se rapportent toutes à notre troisième étape, l'arrangement des bâtonnets serait le même que dans nos cellules, et l'identité entre nos figures et celles d'ARNOLD, dénuées de fils achromatiques, serait complète.

Ne quittons pas ce chapitre sans insister sur un fait des plus intéressants : des cellules identiques, et pour la forme et pour la fonction, se segmentent indifféremment, tantôt par sténose, tantôt par cinèse. Les cellules géantes de la moelle du lapin présentent, à l'état normal, ces modes de division côte à côte et avec une évidence incontestable. Il y a plus : une même cellule peut d'abord subir la sténose, et plus tard la cinèse. C'est en effet la seule interprétation que comportent des images comme celles des FIG. 29 et 43. L'une de ces cellules est au premier stade de la division, l'autre au troisième, et chacune d'elles renferme deux petites cellules. La provenance de ces dernières ne peut s'expliquer que par la sténose inégale, décrite dans la première partie de ce travail, et qui a eu lieu antérieurement à la cinèse.

Cette indifférence des cellules géantes à se segmenter suivant l'un ou de l'autre mode de division, est une preuve nouvelle à l'appui de la manière de voir de J. B. CARNOY, à savoir : que les deux processus de la caryodiérèse ne sont pas fondamentalement distincts, et qu'ils peuvent, dans certains cas, alterner ou se remplacer (1).

En comparant entre elles les cellules géantes d'animaux divers, tels

(1) J. B. CARNOY. *La Cytodiérèse chez les arthropodes.* La cellule. Tome I, p. 395 et suivantes.

que le lapin et le rat, ou encore celles d'une même espèce, du lapin par exemple, on constate d'autres faits militant également en faveur de cette opinion. Rappelons que, chez le rat, il nous a été impossible de découvrir des cellules géantes avec des figures cinétiques. Le mode de division multiple par cinèse ne semble pas y exister à l'état normal. Arnold ne l'a pas trouvé davantage chez ses lapins, il le dit expressément, et pourtant il connaissait très bien certains stades de ce processus, car il les avait décrits antérieurement dans des tissus pathologiques, et les travaux de Martin et de Waldstein sont sortis de son propre laboratoire. Faut-il en conclure que les lapins qu'il a examinés présentaient avec les nôtres des différences de race assez profondes pour influencer d'une façon si décisive le mode de division des cellules géantes; en d'autres termes, que ses animaux étaient, au point de vue de la biologie de ces cellules plus éloignés des nôtres que du rat? Le fait serait curieux. Il ne serait pas seul de son espèce. Les animaux examinés par Arnold présentaient en grande quantité des noyaux à coloration intense et homogène; chez nos lapins ces sortes de cellules manquaient complètement, ou formaient une rare exception. Par contre, elles étaient très communes chez le rat.

De nos jours, on a eu fréquemment recours en histologie normale et pathologique, et même en physiologie, aux divisions cinétiques, pour décider si dans un organe donné il y avait multiplication cellulaire : suivant que les recherches donnaient des résultats positifs ou négatifs, on l'admettait ou on l'excluait. On ne tenait aucun compte de la sténose; on ne considérait pas surtout qu'une même cellule, suivant les circonstances, pouvait se segmenter par tel ou tel mode de division, même à l'état normal. L'exemple des cellules géantes du lapin montre combien ce procédé d'investigation est susceptible d'erreur, et combien par conséquent celui qui l'emploie doit être réservé dans ses conclusions.

SECONDE PARTIE.

CYTODIÉRÈSE DES PETITES CELLULES INCOLORES DE LA MOELLE.

I.

Cinèse chez le lapin; plaque cellulaire.

La division cinétique des cellules blanches de la moelle est connue. Arnold (1) en a signalé la grande fréquence chez le lapin, et comme les phénomènes cinétiques qui ont leur siège dans le noyau ne présentent rien de spécial, il est inutile de nous y arrêter. Nous voulons seulement mentionner une particularité de la division du protoplasme, parce qu'elle est encore peu connue chez les animaux supérieurs.

Quand on fait une préparation de la moelle fraiche dans l'eau salée ou dans le sérum sanguin, il n'est pas rare de rencontrer des images comme celles qui sont reproduites dans les fig. 92 à 95.

Dans la fig. 92, la cellule est séparée en deux moitiés semblables par une bande homogène et claire; cette bande est une plaque cellulaire. Chaque moitié de la cellule renferme une couronne polaire à éléments serrés. On y voit également les filaments du fuseau, qui se terminent au niveau de la plaque par un léger renflement. Ils se correspondent exactement d'une cellule à l'autre.

Les fig. 93 et 94 représentent un stade plus avancé; le noyau s'y est reconstitué et toute trace de fuseau a disparu, sauf peut-être dans la fig. 93, contre la plaque, où l'on aperçoit encore, de chaque côté, une série de granulations, analogues probablement aux renflements des fils signalés dans la fig. 92.

Enfin la fig. 95 reproduit deux cellules-filles, immédiatement après le clivage de la plaque; la surface de séparation est nettement reconnaissable à son aspect finement déchiqueté.

---

(1) Loc. cit.

Il serait difficile de dire si la division au moyen d'une plaque constitue la règle générale pour les petits éléments incolores de la moelle. Fréquente chez certains de nos animaux, elle était rare chez d'autres. La plaque n'est-elle pas toujours également évidente; ou bien la plasmodiérèse se fait-elle aussi par étranglement? Nous n'oserions nous prononcer à ce sujet, nos recherches n'étant pas encore assez nombreuses.

I.

Sténose chez le rat.

Tandis que la cinèse est le mode ordinaire, sinon constant, suivant lequel se multiplient les petits éléments incolores de la moelle du lapin domestique, ceux du rat se divisent surtout par sténose. Ils se rapprochent ainsi des cellules géantes du même animal, qui ne semblent pas non plus présenter de division cinétique.

Nous avons reproduit une série de petites cellules de la moelle du rat dans les FIG. **58** à **71**. On y observe les deux mêmes variétés de noyaux que dans les cellules géantes. Les cellules des FIG. **58** à **66** montrent un élément nucléaire, riche en caryoplasma et renfermant un réseau nucléinien à larges mailles. Dans les FIG. **58** à **62** le noyau est simple, il est double dans les FIG. **63** et **65**, et triple dans la FIG. **64**. En faisant rouler cette dernière cellule sous le microscope, on pouvait s'assurer facilement que les deux fragments de gauche, qui se superposent en partie, formaient deux noyaux bien distincts. La FIG. **66** reproduit un noyau sur le point de se partager en deux portions. Les noyaux des petites cellules incolores de la moelle du rat se divisent donc par sténose, comme les cellules géantes du même animal et celles du lapin.

Nous l'avons dit plus haut, les noyaux de ces petits éléments se présentent également, ainsi qu'ARNOLD l'a du reste constaté, sous la variété à noyau homogène, brillant et se colorant intensément; les FIG. **67** à **70** représentent quelques-unes de ces cellules. D'après ARNOLD, cet état serait dû chez le lapin, à une augmentation de la chromatine figurée et à une imbibition du suc nucléaire par la chromatine diffuse. Il correspondrait à la première étape d'une division cellulaire, se faisant suivant un mode identique à celui qu'il a décrit pour les cellules géantes, c'est-à-dire par fragmentation indirecte. Nous n'avons pu constater ces différentes modifications dans les petites cellules de la moelle du rat, pas plus que dans les grandes; c'est

pourquoi nous croyons que l'aspect homogène du noyau est dû à une rétraction s'opérant aux dépens du caryoplasma et ramenant les anses de l'élément nucléinien les unes contre les autres. De nouvelles recherches nous apprendront si ce mouvement de retrait est précédé ou accompagné d'une augmentation de la chromatine figurée; le plus souvent, si pas toujours, cette prétendue augmentation nous a semblé faire complétement défaut. En tous cas, nous n'avons jamais pu constater l'existence de la chromatine ou nucléine diffuse. Les motifs qui nous font attribuer les propriétés nouvelles àun mouvement de condensation du noyau, ont été exposés dans la première partie de ce travail. Contentons-nous de faire remarquer la pètitesse des noyaux homogènes, relativement à la masse totale de la cellule.

Les petites cellules à noyaux brillants subissent la division comme leurs congénères à noyaux pâles; elles parcourent les mêmes étapes que les cellules géantes correspondantes : le noyau se partage par étranglement en deux ou trois fragments, qui s'entourent chacun d'une portion du protoplasme cellulaire. Chez le rat, la division des petites cellules, de même que celle des grandes, se fait par conséquent suivant un schéma tout autre que celui décrit par Arnold chez ses lapins.

CONCLUSIONS.

A. Division des cellules géantes chez le lapin.

1° Les cellules géantes du lapin présentent à l'état normal les deux modes de la division cellulaire : la sténose et la cinèse. N'oublions pas qu'une seule et même cellule peut se multiplier d'abord par le premier mode, et plus tard par le second.

2° Dans les cellules qui subissent la sténose, le noyau se divise très inégalement en deux ou en plusieurs portions; l'une d'elles est très volumineuse; les autres ont la dimension des noyaux des globules blancs. Ces dernières s'entourent d'une zone de protoplasme et d'une membrane propres, et constituent ainsi des cellules-filles, qui restent enfermées dans la cellule-mère.

Leur nombre devient de plus en plus considérable : soit parce qu'elles se multiplient, soit parce qu'il se forme constamment de nouvelles cellules aux dépens du noyau principal. La première hypothése est la plus probable. Les jeunes cellules finissent par remplir complétement la cellule-mère, qui se présente alors sous la forme d'un cyste.

Le noyau principal comprimé disparait, de même que la membrane du cyste, et les nouveaux éléments sont mis en liberté.

3° Ce mode de division par sténose en parties inégales n'exclut pas la segmentation des cellules géantes en deux moitiés égales. Il n'exclut pas davantage le mode spécial de division inégale, grâce auquel les jeunes cellules s'achèvent à la périphérie de la cellule-mère et acquièrent immédiatement leur indépendance.

4° Les cellules géantes, à en juger par nos observations, ne présentent pas la division cinétique binaire; elles présentent seulement la division cinétique multiple.

5° Dans ce processus, l'élément nucléinien commence par se constituer en boyau pelotonné, privé de membrane enveloppante, comme dans la multiplication cinétique binaire. Ensuite, il se segmente en courts tronçons qui s'arrangent en boule et, plus tard, en une corbeille à mailles polygonales. Ce stade représente celui de la couronne équatoriale de la division binaire, avant la division longitudinale des bâtonnets.

A ce moment on reconnaît que les tronçons sont recourbés en U, en dirigeant leur courbure vers le centre du noyau. Ils subissent, peu après, la division longitudinale, comme cela se voit assez souvent dans la couronne équatoriale.

Cette division a pour effet de dédoubler les lignes circonscrivant les polygones et de donner à chacun d'eux un contour et, par suite, une indépendance propres. La division des bâtonnets achevée, les polygones sont refoulés vers la périphérie de la cellule; ils s'arrondissent et constituent les couronnes polaires de la division multiple. Ces dernières se reconstituent en noyau, pendant que le protoplasme entre à son tour en division.

Pendant la cinèse, le protoplasme devient plus clair, et il est souvent plongé dans une vacuole énorme. Nous n'avons pas découvert de fils achromatiques ou de fuseau.

B. Division des cellules géantes chez le chien.

6° Nous avons constaté, chez le chien, une division cinétique multiple, tout-à-fait analogue à celle du lapin; on peut lui appliquer tout ce que nous avons dit de cette dernière; inutile d'y insister davantage.

C. Division des cellules géantes chez le rat (Mus decumanus).

7° D'après nos observations, les cellules géantes du rat se multiplient exclusivement par sténose.

8° Le noyau s'y présente sous deux aspects particuliers, reliés par des transitions insensibles. Tantôt il est grand, riche en cytoplasme et muni d'un réseau nucléinien à larges mailles. Tantôt il est petit, souvent plus compliqué dans sa forme; son caryoplasme devient invisible, et les anses du filament nucléinien y forment un lacis serré.

9° Cette dernière variété dérive de la première par le retrait du noyau, phénomène dont la cause nous est inconnue.

10° La division s'opère sur les cellules à noyau étalé, comme sur celles à noyau rétracté. L'élément nucléaire s'étrangle en plusieurs endroits, soit simultanément, soit successivement, et se décompose en un certain nombre de nouveaux noyaux qui se disséminent dans la cellule. Alors survient la division du protoplasme qui s'opère, comme celle du noyau, soit d'un seul coup dans toute la masse cellulaire, soit en plusieurs temps. Les nouvelles cellules sont immédiatement mises en liberté.

D. Division des petites cellules incolores de la moelle du lapin.

11° La plasmodiérèse de ces éléments se fait, du moins dans beaucoup de cas, au moyen d'une plaque.

E. Division des petites cellules chez le rat.

12° On observe, parmi ces cellules, les deux variétés de noyaux décrites à propos des cellules géantes. Toutes deux sont aptes à subir la division : l'élément nucléinien s'étrangle en deux ou trois fragments, et ce partage est suivi de la division du protoplasme.

13° Nous n'avons pu constater, ni chez le lapin, ni chez le rat, le mode de division décrit par Arnold sous le nom de fragmentation indirecte. Cette remarque s'applique aussi bien aux cellules géantes qu'aux petites cellules incolores de la moelle.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire, à la hauteur de la table du microscope, à l'aide du 1/18 de pouce à immersion homogène et de l'oculaire 3 de ZEISS.

PLANCHE I.

Division des cellules géantes de la moelle du lapin par sténose (FIG. 1 à 23).

FIG. 1. Cellule au repos avec noyau en bissac et protoplasme sombre. *m* : Membrane cellulaire; *p* : protoplasme; *n* : noyau; *v* : vacuole; *n* : noyau.

FIG. 2. Cellule semblable, mais plus grande. Le noyau forme un anneau presque complet, et est couvert de bosselures.

FIG. 3. Cellule semblable, mais plus volumineuse encore. Protoplasme à striation concentrique.

FIG. 4. Cellule géante dont le protoplasme présente deux aspects différents. La partie qui enveloppe immédiatement le noyau, *pc*, est claire; l'autre, *ps*, sombre.

FIG. 5. Cellule à protoplasme identique à celui de la figure précédente. Le noyau présente la forme d'une corbeille sphérique, percée de mailles nombreuses à travers lesquelles le cytoplasme intranucléaire se continue avec le cytoplasme extranucléaire. L'hémisphère inférieur seul du noyau est figuré. *pc* : protoplasme clair; *ps* : protoplasme sombre et strié; *k* : fond de l'hémisphère inférieur du noyau; *e* : équateur; *g* : mailles vues de face; *h* : mailles vues de profil.

FIG. 6. Cellule géante au repos avec protoplasme clair; *v* : vacuole.

FIG. 7. Cellule à protoplasme clair renfermant un îlot de protoplasme sombre. On voit dans celui-ci 4 cellules-filles, *cf*. *n* : noyau en coupe optique. Sa forme est celle d'un hémisphère, à convexité extérieure. Il est creux et enveloppe une masse de cytoplasme, *p*, communiquant par un pore, *h*, avec le restant du protoplasme.

FIG. 8. Cellule à protoplasme clair, avec noyau étranglé circulairement vers son milieu. *cf* : cellule-fille; *s* : soulèvements de la membrane cellulaire.

FIG. 9. Noyau en sténose inégale multiple. *n* : noyau principal. Le filament n'y est ni plus gros, ni plus serré que dans certaines figures précédentes. *b* : 2 bosselures isolées du noyau par étranglement et présentant la même structure intime que le noyau principal.

FIG. 10. En *b*, trois fragments du noyau géant en boudin, avec étranglements circulaires et réseau à mailles serrées. Aucun ne possède de protoplasme propre; *s* : soulèvements de la membrane cellulaire.

FIG. **11**. Quatre fragments nucléaires, dont l'un, *b*, est arrondi, et renferme un réseau à mailles larges, tandis que les 3 autres, *c*, ont pris la forme de boudin ou d'étoile, et renferment un filament à mailles serrées. En *a*, stade plus avancé de la formation des cellules-filles : formation du cytoplasme ; le protoplasme de la cellule-mère s'éclaircit autour du jeune noyau. Il n'a pas encore atteint sa transparence définitive, et la membrane délimitante n'est pas formée. *cf* : dernier stade, cellule-fille complète, avec noyau, corps protoplasmatique et membrane.

FIG. **12**. *n* : noyau concavo-convexe en coupe optique passant près de son bord. *b* : 2 fragments nucléaires sans protoplasme propre; *cf* : cellules-filles situées à l'intérieur de l'excavition du noyau; *c* : portion nucléaire comprimée par une jeune cellule. A ce niveau le réseau nucléinien est serré.

FIG. **13**. *cf* : cellule-fille; *b* : fragments nucléaires; *s* : soulèvements de la membrane cellulaire.

FIG. **14**. Cellule géante avec de nombreuses cellules-filles. Le réseau nucléinien n'y est pas plus riche que celui des cellules au repos.

FIG. **15**. Cellule semblable. Le noyau, en coupe optique, enveloppe la plupart des petites cellules; *c* : partie comprimée à mailles serrées.

FIG. **16**. Cellule semblable. En haut deux groupes de cellules, l'un composé de 2 éléments, l'autre de 4; *c* : partie du noyau comprimée.

FIG. **17**. Cellule semblable. Les cellules-filles ont percé le cyste en *d*. Le noyau, représenté en coupe optique, est fortement tassé dans presque toute son étendue.

FIG. **18**. Cellule semblable mais plus volumineuse. Les petites cellules ont fait irruption dans une grande vacuole en *d*. Le noyau, plan-convexe, est vu en partie par sa base, *b*, et en partie par sa base convexe, *c*.

FIG. **19**. Une grande partie du noyau est comprimée par les cellules-filles; *c* : deux bosselures du noyau se perdant entre les petits éléments sous la forme de pointes fines et homogènes.

FIG. **20** et **20**$_{\text{bis}}$. Petites cellules géantes.

FIG. **21**. Le noyau, représenté en coupe optique, renferme deux cellules-filles, *cf*; *ns* : nid cellulaire énorme, sphérique, nettement limité, avec cellules-filles serrées.

FIG. **22**. *c* : noyau fortement comprimé et réduit à un réseau de trabécules minces et homogènes; *p* : restes du protoplasme de la cellule-mère; *m* : membrane.

FIG. **23**. Stade plus avancé. Toute trace du noyau géant a disparu. La membrane, *m*, est encore conservée sur une petite étendue, elle a disparu ailleurs; *p* : masse pâle et finement granuleuse, occupant les interstices cellulaires; *n* : 5 cellules voisines, se distinguant nettement des cellules de l'ancien cyste par leur volume, leur dimension inégale et la variété de leur noyau.

Division des cellules géantes de la moelle du lapin par cinèse (FIG. 24 à 54).

FIG. **24**. Le filament nucléinien s'épaissit en plusieurs places. La membrane du noyau est nette.

FIG. **25**. Stade plus avancé. Le filament a subi l'épaississement dans toute sa longueur. En certains endroits, *l*, il forme un lacis serré; *c* : filament en coupe optique; membrane nucléaire en voie de résolution. Elle a disparu en haut.

FIG. **26** et **27**. Cellules semblables. La membrane a disparu partout; *v* : vacuoles.

FIG. **28**. Le filament forme des anses nombreuses et serrées, occupant toute l'épaisseur du noyau, et plongeant librement dans le protoplasme cellulaire.

FIG. **29**. Cellule semblable. En *cf*, deux cellules-filles dues à une sténose antérieure.

PLANCHE II.

Continuation de la division cinétique multiple chez le lapin.

FIG. **30** à **33**. Filament sectionné en bâtonnets disposés suivants les rayons de la cellule et arrangés en boule. Ceux du centre, vus suivant leur axe, se présentent comme des points.

FIG. **34**. Sphère semblable, mais perdant son homogénéité.

FIG. **35**. Boule moins homogène encore. En bas les bâtonnets se sont déjà nettement disposés en séries linéaires droites.

FIG. **36** à **43**. Stade plus avancé. Les bâtonnets forment une corbeille à mailles polygonales et d'autant plus nombreuses que la figure cinétique est plus grande. Dans les FIG. **36** et **41**, les séries des bâtonnets sont doubles.

FIG. **44** et **51**. Stade plus avancé. Les polygones indépendants, issus de la division longitudinale des bâtonnets, s'écartent pour constituer des couronnes polaires multiples. Les bâtonnets compris dans la moitié supérieure de la sphère formée par l'ensemble des couronnes sont seuls représentés; c'est pour ce motif que certaines couronnes paraissent incomplètes. La même remarque s'applique aux FIG. **45** à **50**.

FIG. **45** à **50**. Couronnes polaires multiples. Un mouvement d'expansion les a portées vers la périphérie de la cellule.

FIG. **45**. La cellule renferme deux couronnes entières, la plus grande partie d'une troisième et la moitié d'une quatrième, *s*. En *i*, un ou deux bâtonnets appartenant à une cinquième couronne.

FIG. **46**. Trois couronnes entières, deux demi-couronnes et un fragment, *i*.

FIG. **47**. Trois couronnes entières et quatre couronnes incomplètes.

FIG. **48**. Quatre couronnes complètes et trois couronnes incomplètes.

FIG. **49**. Une même cellule à trois mises au point différentes. *A* : pôle supérieur; *B* : une partie moyenne; *C* : pôle inférieur.

FIG. **50**. Neuf couronnes complètes et six couronnes incomplètes.

FIG. **52** à **54**. Premier stade de la reconstitution des couronnes polaires en noyau. Les bâtonnets y sont disposés en asters.

FIG. **55**. *A* et *B*. Deux petites cellules incolores de la moëlle du lapin en cinèse pour servir de comparaison avec les cellules géantes.

FIG. **56** et **57**. Stade pelotonné à boyau très mince.

Sténose des petites cellules blanches de la moelle chez le rat (FIG. 58 à 71).

FIG. 58 à 62. Cellules à noyaux divers. Le filament nucléinien forme des mailles larges. Le noyau est relativement volumineux.

FIG. 63 et 65. Le noyau s'est divisé en deux fragments.

FIG. 64. Il s'est divisé en trois fragments.

FIG. 66. Étranglement surpris sur le fait.

FIG. 67 à 70. Cellules à noyau homogène. Les anses du filament nucléinien se sont rapprochées latéralement les unes des autres. Le caryoplasma est devenu invisible. Les noyaux sont petits, relativement au volume de la cellule.

FIG. 71. Cellules avec deux noyaux en état de demi-rétraction.

Division des cellules géantes de la moelle chez le rat. (FIG. 72 à 91).

FIG. 72 à 77. Noyaux à anses nucléiniennes séparées par des mailles larges. Ils constituent une portion considérable de la cellule.

FIG. 78, 79 et 80. Noyaux plus petits à mailles ponctiformes.

FIG. 81. Noyau homogène, très petit.

FIG. 82. Noyau compliqué, homogène partout, sauf en *f* où les anses sont séparées par des fentes linéaires.

FIG. 83. Noyau à mailles larges et divisé en deux.

FIG. 84. Noyau de même espèce, divisé en trois.

FIG. 85. Noyau sectionné en cinq fragments.

FIG. 86. Noyau à filament nucléinien serré et qui subit une décomposition en six fragments. L'étranglement est achevé en trois endroits.

FIG. 87. Cellule géante avec six fragments nucléaires, disséminés dans toute la cellule. L'un d'eux se trouve sous la membrane cellulaire.

FIG. 88 et 89. Noyaux à filament nucléinien serré et divisé en deux parties inégales.

FIG. 90 et 91. Division du protoplasme. En *m*, plaques cellulaires.

Plasmodiérèse au moyen d'une plaque dans les petites cellules incolores de la moelle du lapin.

FIG. 92. *cp* : Deux couronnes polaires; *f* : fuseau; *p* : plaque cellulaire.

FIG. 93. Stade plus avancé. Les noyaux sont reconstitués; les filaments achromatiques ont disparu presque complétement, il n'en reste plus que le renflement terminal contre la plaque.

FIG. 94. Cellule éosinophile avec une plaque cellulaire.

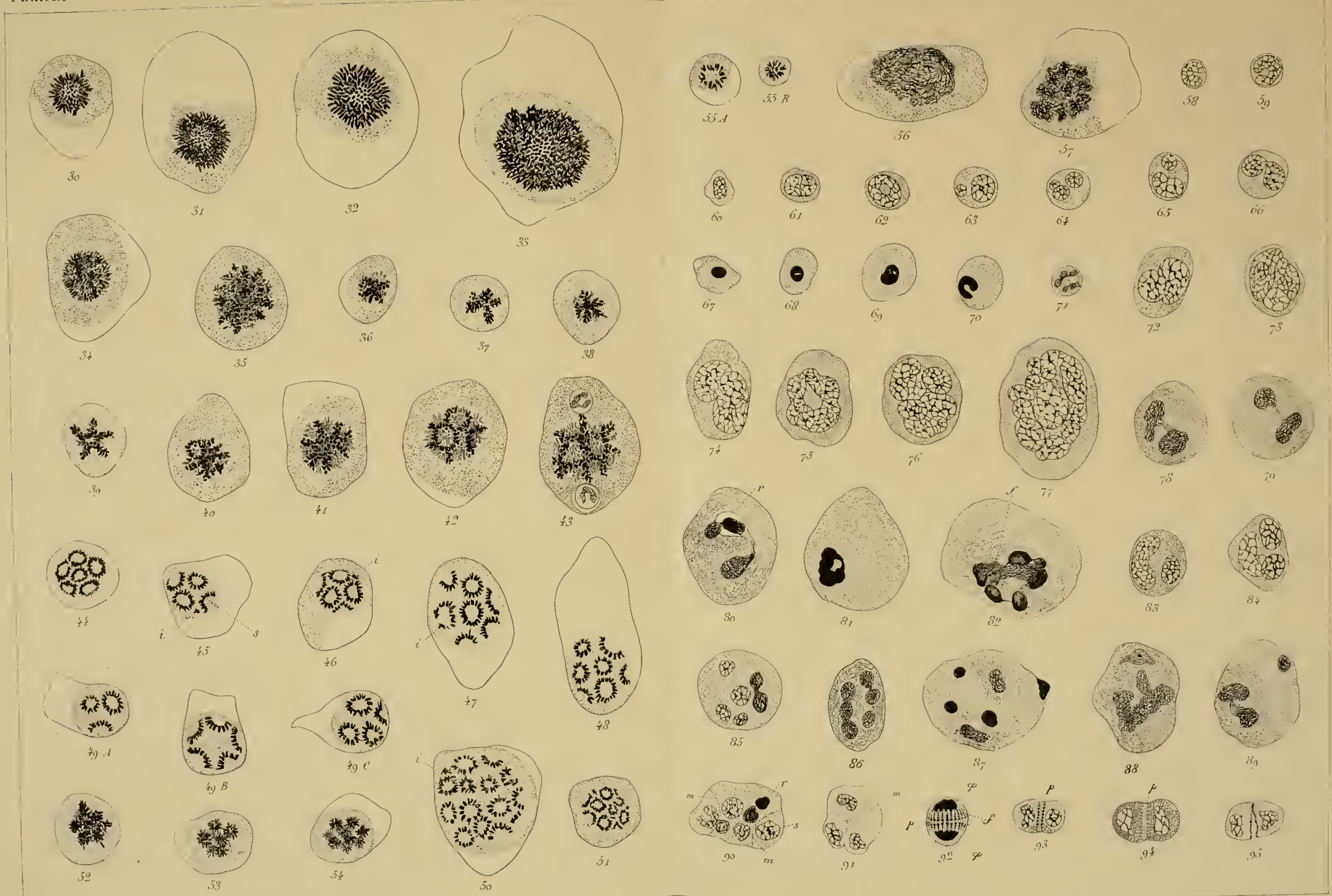
FIG. 95. Séparation des deux jeunes cellules par clivage de la plaque. Leur surface d'adhérence est légèrement déchiquetée.

Planche I.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 20 bis 21 22 23 24 25 26 27 28 29

J. Denys ad nat. del. — Lith. Dumont, Louvain — Ls. Van Aken sculp.

Planche II



J. Denys ad nat. del.

Lith. Dumont, Louvain

ÉTUDE

SUR LA STRUCTURE INTIME DE LA

CELLULE MUSCULAIRE STRIÉE

PAR

A. VAN GEHUCHTEN

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES,
ASSISTANT AU LABORATOIRE DE BIOLOGIE CELLULAIRE
DE L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 20 *juin* 1886.)

A

Monsieur le Chanoine J. B. CARNOY

PROFESSEUR DE CYTOLOGIE ET DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

Il y a quatre ans, à l'issue d'une de vos savantes leçons sur la structure de la cellule musculaire, vous faisiez appel à ceux d'entre nous qui se sentaient au cœur le goût de s'engager dans les régions encore inexplorées des sciences biologiques. Vous nous offriez l'appui de vos conseils, de votre expérience, de votre collaboration quotidienne, dans ce laboratoire que votre désintéressement a su créer et si richement outiller.

J'eus l'heureuse idée de répondre à cette invitation.

Depuis, le désir de ne pas rester trop indigne de mon maître et de ne pas frustrer ses soins et son dévouement, m'a inspiré l'idée et l'audace de vous imiter, en donnant à la science biologique cette modeste contribution. La dédicace vous en revient à bien des titres. Je vous demande de vouloir accepter cet hommage de profonde et affectueuse reconnaissance.

A. VAN GEHUCHTEN.

PRÉLIMINAIRES

I. BIBLIOGRAPHIE.

Robert Hooke : Micrographia, or some physiological descriptions of minute bodies by magnif. glases, etc.; London, 1665.

Leeuwenhoek : Arcana naturœ detecta, seu Epist. ad soc. reg. anglic. scriptæ, ab anno 1680 ad 1695, in 4°, 1708.

Proschaska : De carne musculari, cap. IV, sect. I. Vindobonœ, 1778.

Fontana : Traité sur le venin de la vipère, avec des observations sur la structure primitive du corps animal. Florence, 1781.

Treviranus : Verm. Schriften ; I, p. 134; 1816. — *Le même* : Beiträge zur Aufklarung der Erscheinungen und Gesetze des thierischen Lebens, II, p. 69; 1835.

Home and Bauer : Philosophical Transactions of the Royal Society of London, p. 176; 1818. — *Le même :* P. II, p. 64; 1826.

Prévost et Dumas : Magendie Journal, III, p. 303; 1823.

Hogdkin and Lister : Froriep's neue notizen, XVIII. p. 247; 1837.

Krause : Anatomie, p. 57; 1833. — *Le même* : Handbuch; 1841.

Lauth : l'Institut, n° 70; 1834.

Jordan : Archives de Müller, p. 428; 1834.

Jacquemin : Archives de Müller, p. 473; 1835.

Valentin : Encyclopœdische Wörterbuch der medic. Wissensch., p. 208 et suiv., 1840; Berlin.

Ticinus : De fibrœ muscularis forma et structura. Lipsiæ, 1836.

Berres : Mikroskopische Anatomie, 1836.

Schwann : Müller's Handbuch der Physiologie, Bd. II, p. 33. Coblenz, 1835 37. — *Le même* : Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimung in der Structur und das Wachsthum der Thiere und der Pflanzen. Berlin, 1839.

Müller : Handbuch der Physiologie. Coblenz, 1835-37.

Skey : Philosophical Transactions, p. 376. London, 1837.

Mayer : Seelenorgan, p. 78; 1838.

Mandl : Traité pratique du microscope. Paris, 1839.

Gerber : Allgemeine Anatomie. p. 139; 1840.

Bowman : On the minute structure and movements of voluntary muscle;

Philosophical Transactions, Part II. p. 457-502, 1840 et Part I, 1841. Aussi dans Froriep's neue notizen, n° 366, p. 212, 1841. — *Le même :* The Encyclopœdia of Anatomy and Physiology, par Todd et Bowman, Vol. III, p. 508. London, 1847. — *Le même :* The physiological Anatomy and Physiology of man, by Todd and Bowman, p. 151 et 152. London, 1848-1853.

Bruns : Allgemeine Anatomie, p. 306; 1841.

Reichert : Einiges zur allgemeinen Anatomie des Muskelsystemes. Medic. Leitung vom Verein f. Hulk in Preussen, n° 10; 1841. (Schmidt's Jahrbücher, 1841, p. 14.)

Henle : Allgemeine Anatomie. Leipzig, 1841. — *Le même* : Bericht über die Fortschritte der Anatomie im Jahre 1859, p. 49, Leipzig und Heidelberg, 1860.

Barry : On Fibre. Philosophical Transactions, London, P. I, p. 89, 1842. — *Le même* : Neue Untersuchungen über die schraubenformige Beschaffenheit der Elementarfasern der Muskeln, etc.; Archives de Müller, p. 529-596, 1850.

R. Remak : Ueber die Zusammenhang der Muskelprimitivbundel; Archives de Müller, p. 182-190, 1843.

F. Will : Einige Worte über die Entstehung der Querstreifen der Muskel; Archives de Müller, p. 353-365, 1843.

Boeck : Verhandl. d. Skandinav. Naturforscher. In Götheborg, 1839 und in Copenhagen, 1840, p. 107, n° 303. (Archives de Müller, 1844).

Wharton Jones : Annales de chim. et de phys.; tom. X, série 3, p. 111; 1844.

Harting : Histolog. aanteekeningen; 1844. — *Le même* : Het mikroskop, etc.; 1854.

Sharpey : Quain's Anatomy; V^e éd., part. II. London, 1846.

Carpenter : Manual of Physiology. London, 1846.

Queckett : A pratical treatise on the use of the microscope, London. 1848.

Dobie : On the minute structure and mode of contraction of volontary muscular fibre; Annals of natural history, Februar 1848.

Gerlach : Handbuch der Gewebelehre des menschlichen Körpers. Mainz, 1848.

Hassall : The microscopic Anatomy of the human Body, Vol. I, p. 339-344. London, 1849.

Lebert : Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux; Annales des sciences naturelles, Zoologie, 3e série, t. XIII, p. 158, 1850.

Kölliker : Mikroskopische Anatomie; 1850. — *Le même* : Einige Bemerkungen über die Endigungen der Hautnerven und den Bau der Muskeln; Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. VIII, p. 311-325, 1857.—*Le même* : Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 3e Auflage, p. 652. Leipzig, 1859. — *Le même* : Ueber die Cohnheim'schen Felder der

Muskelquerschnitte; Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. XXVI, p. 374-382, 1866.

Fr. Leydig : Ueber Tastkörperchen und Muskelstruktur; Archives de Müller, p. 150-159, 1851. — *Le même* : Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Francfurt, 1857. — *Le même* : Naturgesch. der Daphniden. Tübingen, 1860. — *Le même* : Vom Bau des thierischen Körpers, p. 77; 1864. — *Le même* : Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere; 1883. — *Le même* : Zelle und Gewebe, p 124-163. Bonn, 1885.

Aubert : Ueber die eigenthumliche Structur der Thoraxmuskeln der Insecten; Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. IV, p. 389-399, 1853.

Rollett : Untersuchungen zur näheren Kenntniss des Baues der quergestreiften Muskelfaser; Sitzungsber. der mathem.-naturwissensch. Classe d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. XXIV, p. 291-312; April 1857. — *Le même* : Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern, I Theil.; Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-naturwiss. Classe, Wien, Bd. XXXXIX, p. 81-133, 1885.

Morel : Développement et structure du système musculaire. Thèse; Paris, 1857.

Ernest Hæckel : Ueber die Gewebe des Flusskrebses; Archives de Müller, p. 486-497, 1857.

Welcker : Bemerkungen zur Mikrographie; Henle's und Pfeuffer's Zeitschr. f. rat. Med., Bd. VIII, p. 239, 1857 (Canstatt's Jahrber., 1858).

Brücke : Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hülfe des polarisirten Lichtes angestellt; Denkschr. d. k. akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Classe; Wien, Bd. XV, p. 69, 1858. — *Le même* : Muskelfasern im polarisirten Lichte; (Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere von Stricker, Bd. I, Ch. VI, p. 170-176; Leipzig, 1871).

Munk : Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelfaser etc.; Göttinger Nachrichten, nº 1, 1858. — *Le même* : De fibra musculari; Diss. inaug., Berlin, 1859.

W. Berlin : Ueber die quergestreifte Muskelfaser; Archiv f. d. holland. Beiträge zur Natur- und Heilkunde von Dònders und Berlin, Bd. I, p. 417. Utrecht, 1858.

Budge : Bemerkungen über Struktur und Wachsthum der quergestreiften Muskelfasern; Wunderlich's Archiv, p. 71, 1858.

Böttcher : Ueber Ernährung und Zerfall der Muskelfasern; Archives de Virchow, Bd. III, p. 227, 1858.

Amici : Ueber die Muskelfaser; traduit de l'italien par le Dr Lambl, dans les archives de Virchow, Bd. XXVI, p. 414, 1858.

Kühne : Eine lebende Nematode in einer lebenden Muskelfaser beobachtet; Arch. de Virchow, Bd. XXVI, p. 222, 1858. — *Le même* : Unter-

suchungen über Bewegungen und Veränderungen der contractilen Substanzen; Archives de Müller, p. 564-642 et 748-835, 1859. — *Le même* : Nerv und Muskelfaser. (Stricker's Handbuch, Bd. I, p. 149; 1871).

Margó : Neue Untersuchungen über die Entwicklung, das Wachsthum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern; Sitzungsber. der mathem.-naturw. Classe d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 36, p. 219-240, 1859.

Keferstein : Ueber den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von *Petromyzon marinus*; Archives du Müller, p. 548, 1859.

Schaaffhausen : Verhandl. d. niederrhein Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde; 1859. (Canstatt's Jahrber., 1860).

Sczelkow : Zur Histologie der quergestreiften Muskeln ; Archives de Virchow, Bd. XIX, p. 215, 1860.

Reiser : Die Einwirkung verschiedener Reagentien auf den quergestreiften Muskelfaden. Diss. Inaugur., Zurich, 1860.

Max Schultze : Ueber Muskelkörperchen und das was man eine Zelle zu nennen habe; Archives de Müller, p. 1-27, 1861.

Ch. Rouget : Mémoire sur les tissus contractiles et la contractilité; Comptes rendus de Paris, T. 53, p. 752-756, 1861. — *Le même* : Sur les phénomènes de polarisation qui s'observent dans quelques tissus des végétaux et des animaux et en particulier dans le tissu musculaire; Journal de la Physiologie par Brown-Séquard, T. V, p. 247, 1862.

Weissmann : Ueber die zwei Typen contractilen Gewebes und ihre Vertheilung in die grossen Gruppen des Thierreichs, sowie über die histologische Bedeutung ihrer Formelemente; Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 15, 1862. — *Le même :* Zur Histologie der Muskeln; Ibid., Bd. 23, 1864.

Martyn : On the anatomy of muscular fibre; Beale's Archives of med., p. 227, 1862.

Schrönn : Anatomischen Untersuchungen im Berichte des Muskel- und Nervengewebes, 1864; Canstatt's Jahrbericht, p. 64, 1865.

W. Krause : Ueber den Bau der quergestreiften Muskelfaser, Art. I ; Göttinger Nachrichten, n° 17, p. 367-374, 1868; aussi dans Zeitschr. f. rat. Med., 3e R., Bd. 33, p. 256, 1868. — *Le même* : Ibid. Artikel II; Zeitschr. f. rat. Med., 3e R., Bd. 34, p. 110-112, 1869. — *Le même* : Die motorische Endplatten der quergestreiften Muskelfasern. Hannover, 1869. — *Le même* : Die Querliniën der Muskelfasern in physiologischer Hinsicht; Zeitschr. f. Biologie, Bd. V, p. 411-450, 1869. — *Le même* : Ibid., Nachträgliche Bemerkungen; Ibid., Bd. VI, p. 453 455, 1870. — *Le même* : Notiz zu dem Aufsatz über die Querliniën der Muskelfaser; Ibid., Bd. VII, p. 104, 1871. — *Le même* : Die Contraction der Muskelfaser; Pflüger's Archiv, Bd. VII, p. 508-514, 1873.

Hensen : Ueber ein neues Structurverhältniss der quergestreiften Muskelfasern; Arbeiten des Kieler physiol. Institutes, 1868—1869. — *Le même* : Nachtrag und nachträgliche Bemerkungen über die Structur der quergestreiften Muskeln; Ibid., 1869—1870.

Heppener : Ueber ein eigenthumliches optisches Verhalten der quergestreiften Muskelfasern; Schultze's Archiv, Bd. V, p. 137-144, 1869.

G. R. Wagener : Die Entwicklung der Muskelfaser; Schriften der Gesellschaft zur Beforderung der gesammten Naturwiss. zu Marburg, 1869. Supplementheft IV. — *Le même* : Ueber die Querstreifen der Muskeln; Sitzungsber. der Gesellschaft, etc., nº 2, 1872. — *Le même* : Ueber einige Erscheinungen an den Muskeln lebender Thiere; Ibid., nº 8, 1872. — *Le même* : Ueber die quergestreifte Muskelfibrille; Schultze's Archiv, Bd. IX, p. 712-725, 1873. — *Le même* : Ueber einige Erscheinungen an den Muskeln lebendiger *Corethra plumicornis* Larven; Ibid., Bd. X, p. 293-310, 1874. — *Le même* : Die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln; Pflüger's Archiv, Bd. XXX, 1883.

Ed. Montgomery : Zur Frage über die Structur und Contraction quergestreifter Muskelfasern; Centralblatt für medic. Wissen., nº 11, 1870. — *Le même* : Zur Lehre von der Muskelcontraction; Pflüger's Archiv, Bd. XXV, p. 495-537, 1881.

Ranvier : Note sur la structure intime du tissu musculaire. (Frey : Traité d'histologie, 3e édit. trad. Spillmann, annoté par Ranvier, p. 366-368, Paris, 1871). — *Le même* : Traité technique d'histologie. Paris, 1875. — *Le même* : Leçons sur le système musculaire, recueillies par Renaut. — *Le même* : Leçons sur l'hystologie du système nerveux, tom. II, p. 213-236. Paris, 1878.

Flögel : Ueber die quergestreiften Muskeln der Milben; Schultze's Archiv, Bd. VIII, 1 Heft, p. 69-80, 1871.

W. Dönitz : Beiträge zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfaser; Müller's Archiv, p. 434-446, 1871.

Frey : Lehrbuch der Histologie; 3e édit, trad. française, 1871.

Th. W. Engelmann : Over den bouw der dwarsgestreepte spiervezelen; Processen-verbaal van de gewone vergaderingen der koninkl. akad. van wetenschappen; nº 6, Amsterdam, 1871-1872. — *Le même* : Over de structuurverandering der dwarsgestreepte spiervezels bij contractie; Ibid., nº 7, 1871-1872. — *Le même* : Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz; Pflüger's Archiv, Bd. VII, p. 33-71, 1873; aussi dans : Onderzoekingen gedaan in het physiol. Labor. van Utrecht; p. 155-188, 1872. — *Le même* : Contractilität und Doppelbrechung; Pflüger's Archiv, Bd. XI, p. 432-464, 1875. — *Le même* : Neue Untersuchungen über die mikroskopische Vorgänge bei der Muskelcontraction; Ibid., Bd. XVIII, p. 1-25, 1878. — *Le*

même : Mikrometrische Untersuchungen an contrahirten Muskelfasern; Ibid., Bd. XXIII, p. 571-590, 1880. — *Le même* : Ueber den Bau der quergestreiften Substanz an den Enden der Muskelfasern; Ibid., Bd. XXVI, p. 531-536, 1881. — *Le même* : Bemerkungen zu einem Aufsatz von F. Merkel « über die Contraction der quergestreiften Muskelfaser »; Ibid., XXVI, p. 501-515, 1881.

F. Merkel : Vorlaüf. Mittheilung über d. quergestreifte Muskelgewebe; Göttinger Nachrichten, nº 21, 1871. — *Le même* : Der quergestreifte Muskel : I. Das primitive Muskelelement der Arthropoden; Schultze's Archiv, Bd. VIII, 2 Heft, p. 244-261, 1872. — *Le même* : Der quergestreifte Muskel : II. Der Contractionsvorgang im polarisirten Lichte; Ibid., Bd. IX, p. 293-306, 1873. — *Le même* : Ueber die Contraction der quergestreiften Muskelfaser; Ibid., Bd. XIX, p. 649-700, 1881.

Carl Sachs : Der quergestreifte Muskelfaser; Müller's Archiv, p. 607-648, 1872.

Rudolf Arndt : Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern; Schultze's Archiv, Bd. IX, p 481-591, 1872.

Grunmach : Ueber das Structur der quergestreiften Muskelfaser bei den Insecten. Dissertation. Berlin, 1872.

Plösz : Ueber die Beschaffenheit der doppelbrechende Substanzen der quergestreiften Muskelfasern; Hoppe Seyler's medic. chemische Untersuchungen, Heft IV, p. 514, 1872.

Alb. Schäfer : On the minute structure of the Leg-muscles of the Water-beetle; Philosoph. Transactions of London, vol. 163, p. 429-443, April, 1873.

Gerlach : Das Verhältniss der Nerven zu den willkurlichen Muskeln der Wirbelthiere; Sitzungsber. der physik. med. Societät zu Erlangen, Heft V, p 93, 1873. — *Le même* : Ueber das Verhältniss der nervösen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels; Schultze's Archiv, Bd. XIII, p. 399-414, 1876.

Dwight : On the structure and action of striated muscular fibre; Proceedings of the Boston Society of nat. hist., vol. XVI, p. 11, 1873.

Heitzmann : Untersuchungen über das Protoplasma; Sitzungsber. der mathem.-naturw. Classe d. kais. Akad d. Wiss. zu Wien, Bd. 67, III Abth., p. 100-115 et p 141-159, 1873.

Kaufmann : Ueber Contraction der Muskelfaser; Müller's Archiv, p. 273-285, 1874.

Ronjon : Note sur les derniers éléments auxquels on puisse parvenir par l'analyse histologique des muscles striés; Comptes rendus de Paris, tom. 81, p. 375, 1875.

Léon Fredericq : Génération et structure du tissu musculaire; mémoire couronné. Bruxelles, 1875. — *Le même* : Note sur la contraction des muscles striés de l'hydrophile; Bulletins de l'Acad. royale de Belgique, mars, 1876.

Biedermann : Zur Lehre vom Bau der quergestreiften Muskelfaser; Sitzungsber. d. mathem.-naturw. Classe d. kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 74, III Abth., p. 49-62, Juli 1876.

Thin : On the structure of muscular fibre; Quart. journ. of microsc. Science, nº LXIII; Juli 1876.

Hoppe-Seyler : Physiologische Chemie, p. 632-670. Berlin, 1877.

Renaut : Note sur les disques accessoires des disques minces dans les muscles striés; Comptes rendus de Paris, t. 85, p. 964; 1877.

Newman : New theory of contraction of striated muscle, and demonstration of the composition of the broad dark bands; The Journal of Anatomy and Physiology, vol. 13, p. 549; 1877.

Asper : Die Musculatur des Flusskrebses Ein Beitrag zur vergleichende Histologie; Inaugural. Dissertation. Zurich. 1877.

O. Nasse : Zur Mikroskopische Untersuchung des quergestreiften Muskels; Pflüger's Archiv, Bd. XVII, p. 282-290, 1878. — *Le même* : Der chemische Bau der Muskelsubstanz; Biologisches Centralblatt von Rosenthal, Bd. II, p. 313-319, 1882-1883. — *Le même* : Zusammenhang von Thätigkeit und Bau der Muskeln; Ibid., Bd. IV, p. 726-731, 1885.

A. Danilewsky : Myosin, seine Darstellung, Eigenschaften, Umwandlung in Syntonin und Rückbildung aus demselben; Hoppe-Seyler's Zeitschrift für phys. Chemie, Bd. V, p. 158-184, 1881. — *Le même* : Ueber die Abhängigkeit der Contractionsart der Muskeln von den Mengenverhältnissen einiger ihrer Bestandtheile, Beiträge für eine zukunftige Theorie der Contraction; Ibid., Bd. VII, p. 124-160, 1883.

Catherine Schipiloff und A. Danilewsky : Ueber die Natur der anisotropen Substanzen des quergestreiften Muskels und ihre räumliche Vertheilung im Muskelbündel; Hoppe-Seyler's Zeitschr. für phys. Chemie, Bd. V, p. 349-365, 1881.

G. Retzius : Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfaser; Biologische Untersuchungen von Retzius, p. 1-26, 1881.

Haycraft : Upon the cause of the striation of voluntary muscular tissue; The Quaterly Journal of Microscopical Science, p. 307-329, April 1881.

Martin : Recherches sur la structure de la fibre musculaire striée et sur les analogies de structure et de fonctions entre le tissu musculaire et les cellules à bâtonnets; Laboratoire d'histologie du Collège de France, p. 173-218, 1882.

Bremer : Ueber die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Structur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser; Schulze's Archiv, Bd. XXII, p. 318-328; 1883.

J. B. Carnoy : La biologie cellulaire, p. 193, fig. 38. Lierre, 1884.

C. Rabl : Ueber Zelltheilung; Morphologisches Jahrbuch von Gegenbauer, Bd. X, p. 214, 1885.

Melland : A simplified view of the histology of the striped muscle-fibre; The Quaterly Journal of microcospical Science, t. XXIV, p. 371-390; July, 1885.

II. DIVISION ADOPTÉE DANS CE TRAVAIL.

A l'exemple de la plupart des auteurs qui ont étudié la structure musculaire, nous avons choisi comme objet d'étude les muscles des arthropodes. Nous devons avant tout bien délimiter notre sujet. Nous prendrons la fibre musculaire striée à l'état adulte, c'est-à-dire complétement formée, et nous en étudierons la structure; nous écartons de la sorte pour le moment tout ce qui a rapport à son origine et à son développement. Dans la fibre musculaire ainsi considérée, nous ne dirons que quelques mots de sa membrane ou sarcolemme et de ses noyaux, mais nous porterons surtout notre attention sur la structure de ce qu'on appelle communément la „ substance striée „ ou partie striée du muscle. Tel sera l'objet de la première partie de ce mémoire.

Nous croyons cependant indispensable de faire une distinction absolue entre les muscles des ailes de certains insectes (muscles jaunes, Thoraxmuskeln des allemands), et les muscles des pattes (muscles blancs), au moins pour ce qui concerne leur organisation à l'état de repos, ce qui amènera une subdivision de notre première partie.

La seconde partie sera exclusivement consacrée à l'étude de la contraction masculaire.

Dans chacune de ces parties nous donnerons d'abord un court aperçu historique de la question, résumant l'état de la science jusqu'à nos jours; nous décrirons ensuite nos observations personnelles en les faisant suivre de leur interprétation, et nous terminerons par quelques conclusions.

1re PARTIE.

Étude de la fibre musculaire striée à l'état statique.

Chapitre I. Muscles des pattes (muscles blancs).

Chapitre II. Muscles des ailes (muscles jaunes).

2e PARTIE.

Étude de la fibre musculaire striée à l'état dynamique ou contraction musculaire.

PREMIÈRE PARTIE.

ÉTUDE DE LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE A L'ÉTAT STATIQUE.

CHAPITRE I.

MUSCLES DES PATTES.

§ I. Historique.

Dès les premiers temps qui suivirent la découverte du microscope, l'attention des observateurs fut attirée sur la fibre musculaire striée. HOOKE l'a connue; LEUWENHOEK et FONTANA la dessinent, et décrivent les stries longitudinales et transversales qui la caractérisent. Tous les anciens observateurs la considéraient comme formée de fibrilles, dont ils admettaient la préexistence à l'état vivant. Ces fibrilles étaient réunies entre elles par des parties vasculaires et cellulaires formant des faisceaux de volume variable. Mais on n'était d'accord, ni sur leur forme, ni sur l'origine des stries transversales.

Les fibrilles étaient considérées généralement comme des cylindres : « égaux entre eux et marqués visiblement à distances égales de petits signes comme d'autant de petits diaphragmes ou rides » d'après FONTANA (1); homogènes dans toute leur étendue d'après SKEY, MANDL, VALENTIN, TREVIRANUS, TICINUS, etc.; en forme de chapelet d'après le plus grand nombre des auteurs. Mais étaient-elles constituées par une série linéaire de globules, ou par un filament moniliforme? Question difficile à résoudre, vu l'imperfection des lentilles. HOME et BAUER, PRÉVOST et DUMAS, LAUTH, JORDAN, JACQUEMIN et d'autres inclinèrent vers la prémière idée. Ces globules auraient été, pour les deux premiers de ces observateurs, des noyaux de globules sanguins, ou des corpuscules sanguins décolorés. JACQUEMIN les dit renfermés dans un étui. KRAUSE, après avoir admis la constitution globulaire des fibrilles, attribua plus tard (1841) cet aspect à un commencement

(1) FONTANA : *Traité sur le venin de la vipère*, etc.; Florence, 1781, t. II, p. 384 et 385.

d'altération. Schwann, Mayer, Bruns, etc. soutinrent que la fibrille présentait une succession régulière d'élargissements en forme de perles et de parties rétrécies interposées. Valentin attribua cette apparence à la contraction.

Quant aux stries transversales, leur interprétation devait nécessairement varier avec la façon de considérer la fibre musculaire et la fibrille longitudinale. Leuwenhoek y vit d'abord des bandes circulaires entourant le faisceau de fibrilles et, plus tard, il attribua leur présence à une bande courant en spirale autour de la fibre. D'après Proschaska, elles seraient dues à une série de petits plis, produits dans les fibrilles par la pression des tissus filamenteux et des capillaires qu'il imagina pénétrer dans l'intérieur du fascicule, et entourer chaque fibrille. Fontana en fournit le premier une explication plausible; « les petites taches curvilignes de la fibre sont formées, dit-il, par les petits signes ou diaphragmes des fils charnus primitifs (1). » Cette explication fut reprise plus tard par Lauth, Jordan, Schwann, etc. Ce dernier la fit sienne par les nouveaux procédés qu'il employa pour séparer les fibrilles, montrer leur constitution variqueuse et rattacher la formation des stries à la juxtaposition des varicosités. Gerber, Müller et plus tard Valentin acceptèrent ces vues.

Treviranus, Berres, Prevost et Dumas et tous les défenseurs de la forme homogène des fibrilles, cherchèrent la cause des stries transversales dans la gaine fibrillaire. Krause les rapporte à des plis; Raspail les tient pour des épaisissements en spirale. Aux yeux de Skey, la fibre est un tube contenant un gluten soluble autour duquel les fibrilles (filaments) sont arrangées en groupes de 8 à 10 (fibrillæ). Ces fibrilles sont réunies ensemble et maintenues dans leur position par des filaments qui les entourent circulairement, en s'attachant intimement aux parties les plus proéminentes. Ainsi sont produites les stries transversales. Pour Mandl, les fibres élémentaires sont réunies dans une gaine qui est striée à sa surface. Les lignes noires de la gaîne ne sont que les bords des lignes blanches; celles-ci sont des filaments qui enveloppent en spirale les fibres élémentaires et forment de cette manière la gaîne elle-même. Gerber paraît être du même avis. Il assure avoir vu, et il dessine des filaments courant en spirale serrée autour des fibres fraîches prises sur le chien.

Quant à la membrane, Leuwenhoek décrit de minces cloisons entre les fibres. Ticinus le premier parle de filaments conjonctifs. Mais la véritable membrane a été vue d'abord par Valentin sur une fibre déchirée.

(1) Id., l. c.

Müller la distingua ensuite sur les muscles d'insectes comme un bord clair. Ce fut Schwann qui, en 1839, donna les moyens de la mettre en évidence et appela l'attention sur son manque de structure, en même temps qu'il découvrit les noyaux. Bowman l'appela *sarcolemme*, nom qu'elle a conservé encore de nos jours.

A part quelques idées particulières, qui n'eurent pour défenseurs que leurs auteurs, on pouvait définir en 1840 la fibre musculaire striée : *un faisceau de fibrilles moniliformes, enveloppé par les noyaux et le sarcolemme.* Les fibrilles étaient striées transversalement et donnaient à la fibre une striation semblable.

En 1840 Bowman montra, dans un mémoire resté célèbre, que la substance striée peut se diviser non seulement en fibrilles suivant certaines lignes longitudinales, mais qu'elle se divise aussi transversalement suivant les stries obscures. Cette double division de la fibre, tantôt en fibrilles, tantôt en disques, le conduisit à formuler sa théorie sur la constitution de la substance striée. La fibre musculaire striée n'est pas un corps homogène dans toute son étendue; son contenu serait formé de segments primitifs, petites particules solides, égales entre elles, auxquelles il donna le nom de *sarcous elements* (éléments charnus). Ces segments primitifs seraient arrangés et unis ensemble, de façon à former dans un sens des fibrilles, et dans l'autre des disques. Un disque contient un élément charnu de toutes les fibrilles, et une fibrille est formée par une série d'éléments charnus empruntés à tous les disques. Les stries longitudinales obscures sont des ombres entre les fibrilles, les stries transversales obscures, des ombres entre les disques; les stries longitudinales et transversales claires sont formées par les éléments charnus. Les fibrilles, pas plus que les disques, ne préexistent dans la fibre vivante. Celle-ci n'est ni un faisceau de fibrilles, ni une pile de disques, mais une masse « *in whose structure there is an intimation of the existence of both,* » et qui possède une tendance à se cliver suivant ces deux directions. S'il y a désagrégation dans les deux sens, on obtient les *sarcous elements* libres. Sharpey, Carpenter, Queckett acceptèrent ces vues : les fibrilles étaient pour eux des séries de particules charnues.

Tandis que Bowman admettait le contact direct des *sarcous elements*, tant dans le sens longitudinal que dans le sens transversal, Wharton Jones et Dobie montrèrent l'existence d'une substance unissante *longitudinale* (Zwischensubstanz, Kittsubstanz, Langsbindemittel, etc.) entre les éléments charnus. Cette substance formerait un disque clair entre deux disques obscurs. Bientôt d'autres auteurs admirent l'existence d'une substance

unissante *transversale* (Querbindemittel), différente de la première et servant à réunir les éléments charnus en disque. Ainsi modifiée, la théorie de Bowman fut acceptée par un grand nombre d'auteurs. Remak, Harting, Rollett, Hœckel, Leydig, Munk, Keferstein, Margó, Reiser, Schultze, Krause, Cohnheim, etc., l'adoptèrent avec des modifications plus ou moins profondes. Ils se représentaient le contenu musculaire comme formé de trois substances : deux substances unissantes différentes, reliant les uns aux autres les éléments charnus ou la troisième substance. La substance unissante longitudinale formait une bande claire entre deux bandes obscures, constituées par les *sarcous elements* unis par la substance unissante transversale. La fibre musculaire pouvait donc être comparée à une pile de disques, alternativement clairs et obscurs. *Les fibrilles et les disques n'étaient pas des éléments préexistants*, mais des produits artificiels dûs à la dissolution de l'une ou l'autre substance unissante. Remak et Leydig furent, après Bowman, les plus fermes défenseurs de ces vues.

Cependant la théorie ancienne de Schwann ne fut pas oubliée. Reprise et un peu modifiée par Valentin, elle compta aussi un grand nombre d'adhérents : Henle, Reichert, Gerlach, Hassall, Kölliker, Schaafhausen, Schrönn, etc. acceptèrent la préexistence des fibrilles.

La différence, observée par Wharton Jones et Dobie entre les deux substances constitutives de la fibre musculaire striée, fut établie en 1857 d'une façon plus évidente par Brücke. Cet auteur, en examinant la fibre à la lumière polarisée, y distingua une substance faiblement réfringente ou isotrope, et une autre fortement réfringente ou anisotrope. Les phénomènes de biréfringence présentés par la bande obscure sont, pour lui, la somme des mêmes phénomènes offerts par chaque *sarcous element* en particulier. Chaque élément charnu serait un corps biréfringent, positif et a un seul axe optique parallèle à l'axe de la fibre. Brücke crut observer en outre que les muscles d'un même animal (hydrophile) peuvent présenter une grande diversité dans la disposition et la largeur des bandes anisotropes, c'est-à-dire des éléments charnus. Il admit en conséquence que ces éléments sont eux-mêmes des groupes de particules plus petites qu'il nomma *disdiaclastes*. Ce seraient des corps solides, biréfringents, de forme et de grandeur constantes. Ils seraient renfermés dans la substance isotrope, et produiraient, par leurs groupements divers, les changements d'aspect des éléments charnus. Il arriva à la même conclusion par l'examen des phénomènes de la contraction.

Cette théorie de Brücke fut surtout défendue par Margó. Cet auteur soutint contre Munk que la grandeur et la forme des *sarcous elements* étaient variables, qu'elles pouvaient différer dans un seul et même muscle. Leur forme pourrait être sphérique, ellipsoïdale, cylindrique ou prismatique.

En dehors de ces deux grandes théories de Schwann et de Bowman, quelques idées particulières surgirent encore sur la constitution de la fibre musculaire. Barry considère la fibre comme formée par la juxtaposition de filaments plats, disposés en spirale. Rouget admet deux ordres de stries transversales : les stries principales du faisceau primitif dues à des ondulations de toutes les fibrilles, et des stries plus fines appartenant aux fibrilles elles-mêmes. Chaque fibrille est, pour lui, constituée par un ruban contourné en hélice sur lui-même; les stries transversales obscures correspondent au bord de ce ruban, les stries claires sont les intervalles des tours de spire.

A la même époque, une discussion surgit entre Leydig et Kölliker à l'occasion d'une troisième substance, déjà signalée par Henle, en 1841, et dont ils décrivirent l'existence dans la fibre musculaire striée.. La plupart des histologistes prirent part à ce débat. En 1851, Leydig annonça que la substance contractile était traversée par un système de canaux ou de lacunes (Luckensystem). Ce que Bowman avait pris sur des coupes transversales de muscle pour la coupe de ses *sarcous elements*, et ce que Kölliker avait considéré comme la coupe des fibrilles, serait en réalité la coupe de canaux anguleux, *analogues* à ceux qui sont connus dans le tissu conjonctif sous le nom de corpuscules conjonctifs. Tout le reste de la fibre était, pour Leydig, de la substance contractile, formant, au point de vue de la masse, la substance principale (Hauptsubstanz) du muscle. La substance unissante de Bowman et de Kölliker, Leydig la considérait comme la substance contractile elle-même, c'est-à-dire comme les *sarcous elements* ou la substance fibrillaire. Mais où se trouve alors la substance unissante des fibrilles ou des éléments charnus? Leydig ne le dit pas. Quant au contenu de ce système lacunaire, Leydig supposait que, en dehors des noyaux et des gouttelettes graisseuses (si la fibre en renferme), il était formé par un plasma sanguin, venu des capillaires du sarcolemme.

Kölliker s'opposa à cette interprétation. Il reconnaît qu'il s'est trompé en prenant pour la coupe des fibrilles les points brillants qu'il a décrits sur les coupes transversales. Il admet dans le muscle l'existence d'une substance interfibrillaire spéciale (Zwischensubstanz), formée de granulations (intersti-

tielle Körner, interstitielle Substanz), assez abondantes autour des noyaux et enclavées en traînées longitudinales dans la substance contractile. Mais les lacunes de Leydig sont des productions artificielles résultant de l'écartement des fibrilles. Il croit avoir vu cette fois la coupe de ces dernières sous la forme de petits points très rapprochés.

Rollett, Hœckel et plus tard F. E. Schulze, Asper et d'autres admettent les idées de Leydig : la fibre musculaire est traversée par un système de lacunes. Si une de celles-ci renferme un noyau, sa section transversale peut induire en erreur et présenter l'aspect d'une cellule étoilée.

Il est à remarquer que Leydig n'a jamais admis, comme on le dit quelquefois, l'*existence* de corpuscules conjonctifs à l'intérieur de la fibre musculaire striée. Les coupes transversales lui ont montré des lacunes irrégulières qui, *pour l'aspect*, ressemblaient à des corpuscules conjonctifs, et c'est uniquement pour faire comprendre son idée qu'il les a comparées, pour la *forme*, à ces éléments du tissu conjonctif.

Böttcher et Weber vont plus loin que Leydig. Ils admettent l'*existence* dans chaque fibre musculaire striée, de cellules nettement limitées, à parois distinctes, s'anastomosant ensemble par leurs prolongements multiples, et ils les considèrent comme formant un système de canaux. Böttcher prétend même l'avoir imbibé de carmin. Welcker, Munk, Margó combattent cette opinion, pour laquelle cependant s'est prononcé plus tard Sczelkow.

Quant au système lacunaire de Leydig, Welcker l'admet aussi, mais il le décrit sous le nom de *système de canaux plasmatiques*. Il reproche à Leydig d'avoir confondu ces canaux avec les noyaux ordinaires de la fibre, et de ne pas avoir vu les fibrilles.

Rouget décrivit, sur la surface de section du muscle, des compartiments triangulaires et polygonaux. Aux angles de ces polygones il vit des taches noires étoilées, et il les considéra comme les orifices de canaux ou de lacunes pleines d'un liquide de nutrition, n'ayant d'autres parois qu'une espèce de plasma semi-solide, qui constituerait aussi les cloisons de séparation des cylindres primitifs. A ces canaux et à ces cloisons correspondent les stries longitudinales les plus fortes et les granulations interstitielles de Kölliker. Les unes et les autres sont en rapport avec les noyaux musculaires, répandus dans la masse contractile, et constituent une espèce de squelette plasmatique souvent infiltré de granulations graisseuses. Chacun des polygones de la coupe transversale est formé, à son tour, d'une mosaïque à pièces

polygonales, séparées par des stries extrêmement fines et représentant la vraie coupe des fibrilles.

Une description analogue fut donnée par COHNHEIM en 1865. Pour lui, les compartiments polygonaux sont occupés par une substance matte, tandis que le réseau qui les limite est formé par une substance transparente et brillante qui, en s'élargissant aux points de jonction des champs, prend une forme irrégulière et contient fréquemment un noyau musculaire. Ces petits champs mats, désignés depuis lors sous le nom de « *champs de Cohnheim*, » correspondent à la coupe des éléments charnus. La substance brillante est simplement *unissante*, et peut contenir des gouttelettes graisseuses, les granulations interstitielles de KÖLLIKER.

KÖLLIKER revient sur ses idées. Ce qu'il a pris, en 1857, pour la coupe des fibrilles, il le rapporte maintenant aux champs de COHNHEIM. Mais ceux-ci ne correspondent pas à la coupe des *sarcous elements*; ils représentent au contraire des fibres formées par un faisceau de fibrilles, et s'étendant dans toute la longueur du muscle : telles sont ses *colonnettes musculaires* (Muskelsaülchen).

Vers 1865, les vues de BOWMAN, plus ou moins modifiées, sont donc généralement acceptées. Quelques histologistes cependant (KÖLLIKER, etc.) regardaient les fibrilles comme les éléments constitutifs du muscle. Formées par une seule et même substance, elles s'étendent dans toute la longueur de la fibre; elles sont séparées les unes des autres, et réunies en groupes ou colonnettes, par une substance interfibrillaire qui seule renferme les granulations interstitielles et graisseuses.

A partir de cette date, les hypothèses sur la structure intime de la fibre musculaire deviennent de jour en jour plus nombreuses. Chaque nouveau travail apporte une nouvelle manière de voir. Pour être complet, nous exposerons brièvement les différentes théories dans l'ordre où elles se sont produites.

En 1868, KRAUSE appelle l'attention sur la ligne transversale qui occupe le centre de la bande brillante. C'est elle que DOBIE, BUSK, HUXLEY décrivirent sous le nom de « *ligne de Dobie* » (Dobie's Linie), et qu'ils crurent constituée par une rangée de petits *sarcous elements*, interposée entre les bandes obscures. AMICI la considéra, en 1858, comme l'expression optique de petits diaphragmes, tendus transversalement et à des distances égales dans chaque tube cylindrique (cylindrische Röhrchen) ou fibrille musculaire. Les auteurs français la désignent depuis lors sous le nom de « *strie d'Amici* », et en attribuent la découverte à cet auteur.

Krause la considère comme la section optique d'une fine membrane traversant toute la largeur de la fibre (Grundmembran). Il rejette les théories de Schwann et de Bowman sur la constitution intime du muscle, et il le décrit comme étant divisé en compartiments plats (Muskelfächer) par ses membranes transversales complètes. Un large disque de substance solide occupe le centre de chacun de ces compartiments, et se trouve séparé par une partie liquide des deux cloisons transversales voisines. En même temps il prend les fines lignes, qui circonscrivent les champs polygonaux de Cohnheim, pour la section optique de membranes étendues parallèlement à l'axe de la fibre et coupant dans leur trajet les membranes transversales. Par là, ses *Muskelfächer* sont divisés en *Muskelkästchen*. Celles-ci sont closes, limitées par une membrane sur tout leur pourtour. Chaque case musculaire n'a qu'une seule membrane basale, car c'est la membrane de la case voisine qui la ferme du côté opposé; les membranes latérales, au contraire, lui appartiennent.

Dans chacune d'elles, il y a une portion de substance obscure (Muskelprisma), formée d'un faisceau de particules plus tenues (Muskelstäbchen) parallèles à l'axe de la fibre, et peut-être identiques avec les disdiaclastes de Brücke. Entre ce prisme musculaire et la membrane basale existe une couche liquide (Muskelkästchenflüssigkeit) constituant, avec la couche liquide de la case voisine, toute la bande claire.

Une série longitudinale de cases musculaires forme un tube ou une fibrille. Elle est séparée de ses voisines par un liquide interstitiel et des granulations graisseuses. Par la coagulation du liquide des cases, la fibre se divise spontanément en fibrilles. Celles-ci correspondent aux colonnettes musculaires de Kölliker. Quant aux fibrilles de ce dernier, Krause les considère comme des productions accidentelles.

Hensen décrit l'existence d'une strie nouvelle (strie de Hensen), au milieu de la bande obscure. Il considère la fibre comme formée de quatre parties différentes, dont trois : la substance qui constitue la bande obscure (Querscheibe), celle qui forme la strie transversale (Mittelscheibe) et la substance intermédiaire (Zwischensubstanz) sont superposées en couches suivant la longueur de la fibre. La quatrième substance la divise en colonnettes (Säulchen). C'est par elle que les bandes obscures sont divisées en éléments charnus ou groupes de disdiaclastes.

D'après Heppener, la ligne transversale obscure, qui coupe en deux la bande claire, représente un disque continu, formé d'une substance intermé-

diaire (Zwischensubstanz) se distinguant du reste de la fibre (Hauptsubstanz) par un indice de réfraction plus faible. Cet auteur essaie en même temps de démontrer que l'aspect brillant, que l'on remarque de chaque côté de cette ligne (Muskelkästchenflüssigkeit de Krause), provient de la réflexion totale des rayons lumineux sur les faces du disque intermédiaire. Il n'y a donc pas là une substance nouvelle, différente par ses propriétés optiques des deux substances constitutives des muscles.

Cette manière de voir est acceptée par Dönitz. Pour ce dernier, les fibrilles, et non les cases de Krause, sont les éléments musculaires. Chaque fibrille est constituée par un tube membraneux et sans structure, renfermant des parties solides toutes de même volume : les prismes musculaires ou charnus. Ces différents prismes sont séparés les uns des autres par une ligne transversale bordée d'un espace clair (Hauptlinie), qui peut être ou l'expression optique du contact entre deux prismes, ou l'indice d'une substance intermédiaire d'une nature inconnue, venant jusqu'au contact du sarcolemme, mais que l'on ne peut pas considérer avec Krause comme une continuation de cette membrane. Chaque prisme charnu est à son tour divisé en deux et même quelquefois en trois parties par des lignes transversales (Nebenlinie).

Flögel décrit, dans les fibres musculaires de *Trombidium*, fixées par l'acide osmique, des compartiments semblables à ceux de Krause (Muskelfächer), séparés les uns des autres par son *Querwande*, ou membrane transversale; celle-ci est en rapport direct avec le sarcolemme. Le milieu de chaque compartiment est occupé par une bande obscure, formée de bâtonnets séparés (Saülchen). Entre cette bande et la membrane transversale existe une substance intermédiaire claire et renfermant une couche de granules. Chaque granulation se trouve sur le prolongement d'un bâtonnet ; on peut donc le considérer comme faisant partie des fibrilles. Flögel appelle cette couche «*Körnerschicht*», ou couche granuleuse. De cette façon il décrit sept bandes successives dans un seul segment musculaire. Dans quelques cas la bande obscure est divisée par la strie de Hensen.

Frey admet encore la théorie de Bowman et le système lacunaire de Kölliker.

La manière dont Merkel comprend la structure musculaire se rapproche beaucoup de la théorie de Krause. Seulement les membranes basales (Grundmembran de Krause), au lieu d'être simples et d'appartenir à deux cases musculaires voisines, sont, d'après lui, formées de deux membranes (Endscheiben) réunies par une couche de substance unissante. Chaque case,

complétement fermée par des membranes propres, est de plus divisée en deux moitiés par une membrane médiane transversale, identique avec les membranes basales (Mittelscheibe). La substance contractile remplit ces demi-cases.

Pour Sachs, l'élément constitutif est la fibrille. Comme Krause et Merkel, il la considère comme une série longitudinale de cases musculaires. Il adopte les idées de Merkel sur la structure de la strie transversale, mais il rejete avec Krause la membrane médiane ou Mittelscheibe de Merkel. Ces fibrilles ainsi constituées sont plongées dans une substance semi-liquide, riche en albumines. Elles sont réunies en groupes, et se trouvent dans les mailles d'un réseau lacunaire. Les groupes sont séparés par une couche plus épaisse de substance fondamentale renfermant les noyaux et des granulations interstitielles.

Grunmach considère la colonnette musculare de Kölliker comme la partie élémentaire de la fibre. Ces colonnettes sont formées d'une substance fondamentale claire et brillante, dans laquelle sont enclavées, à des distances régulières, des corps prismatiques (*sarcous elements*) de volume égal, ou alternativement larges et minces. Elles sont séparées les unes des autres par la substance interfibrillaire renfermant, à côté de la graisse, une masse granuleuse en suspension.

Les vues d'Engelmann sont plus compliquées. Cet auteur ne compte pas moins de 10 stries distinctes dans un segment musculaire. Le *Zwischenscheibe* est unique pour deux segments voisins. Homogène sur le muscle vivant, il devient granuleux à mesure que la fibre s'altère, et se trouve alors constitué d'autant de granulations qu'il y a de fibrilles élémentaires. Ce disque d'Engelmann est identique avec la Grundmembran de Krause, et correspond à la substance unissante (Kittsubstanz) de Merkel et de Sachs.

Les disques accessoires ou *Nebenscheiben* de Engelmann correspondent à la couche granuleuse de Flögel et aux disques terminaux (Endscheiben ou Endflächen) de Merkel et de Sachs. Son *Querscheibe* est coupé en deux par une bande claire et homogène : *Mittelscheibe* ou strie de Hensen.

Ces diverses stries ou bandes sont séparées les unes des autres par une partie claire formée de substance intermédiaire, *Zwischensubstanz*. Sur un muscle frais et vivant, toutes ces stries sont homogènes. On n'y voit aucun indice d'une striation longitudinale. C'est seulement quand le muscle s'altère, soit spontanément, soit sous l'action des réactifs, que cette striation appa-

raît. Aussi considère-t-il la formation des fibrilles comme un processus *post mortem*. Pour l'expliquer, il admet que la fibre normale est un agrégat de particules gonflées, de nature différente. Ces particules sont réunies par cohésion dans le sens longitudinal de la fibre, constituant des fibrilles épaisses et prismatiques. Dans le sens transversal les particules des différentes fibrilles se touchent. Chaque fibrille est formée par une succession régulière d'éléments ayant des propriétés physiques et chimiques différentes, et se répétant à intervalles réguliers. Les éléments d'une même strie sont identiques entre eux. Il n'existe pas à l'état frais de substance liquide intermédiaire ou substance unissante des auteurs. Mais lorsque le muscle s'altère, on voit survenir une striation longitudinale, d'abord sous la forme de fines lignes homogènes et placées à des distances régulières. Les lignes s'élargissent ensuite et deviennent des stries. Celles-ci ne sont pas dues au gonflement, ni à l'accumulation d'une substance intermédiaire préexistante, ni à l'introduction d'un liquide entre les fibrilles; mais uniquement à la coagulation (*Gerinnung*), au ratatinement (*Schrumpfung*) des éléments constitutifs des disques. Ces éléments, perdant l'eau qui les gonflait, reviennent sur eux-mêmes, et laissent entre eux des espaces linéaires envahis par la substance liquide exprimée.

Les coupes transversales viennent à l'appui de cette manière de voir. Tantôt elles ne montrent que des points brillants, pris pour la coupe des *sarcous elements* par Bowman et pour celles des fibrilles par Kölliker. Pour Engelmann, ils représentent les éléments coagulés de la bande obscure. Tantôt les coupes transversales présentent une mosaïque formée de champs polygonaux et irréguliers. Engelmann les considère alors comme la coupe des fibrilles gonflées et intactes.

Schäfer n'admet que deux substances dans le muscle : l'une, substance fondamentale (groundsubstance), est biréfringente, amorphe et homogène dans toute l'étendue de la fibre; l'autre plus obscure, isotrope, se présente sous une forme déterminée : ce sont les bâtonnets musculaires (muscle-rods). Ils se trouvent plongés dans la substance fondamentale. Le *muscle-rod* a un corps cylindrique (shaft), et deux extrémités renflées (heads). Ils sont placés les uns à côté des autres dans le sens transversal, et les uns au-dessus des autres dans le sens longitudinal de la fibre. Le diamètre du corps est en raison inverse de celui des extrémités. On peut rencontrer un état de la fibre où le corps et les extrémités de chaque *muscle-rod* ont le même diamètre; les *muscles-rods* superposés se touchent alors par leurs extrémités et semblent former des fibrilles continues. Vue au microscope, un telle fibre

ne montre qu'un fond homogène, sans bandes claires ni obscures, et par conséquent sans striation transversale, mais dans lequel on distingue une belle striation longitudinale. Si les extrémités se gonflent, ce sera aux dépens du corps. Dans ces conditions, les extrémités juxtaposées de deux rangées de *muscles-rods* formeront deux lignes de points. Une pareille fibre présentera au microscope des bandes claires et des bandes obscures, c'est-à-dire une striation transversale, tandis que la striation longitudinale sera devenue moins évidente, les muscle-rods ne se touchant plus. La bande claire correspond alors aux deux lignes de points. Elle n'est pas formée par une substance spéciale différente de celle qui constitue le fond de la bande obscure, mais son aspect clair est dû à un phénomène d'optique.

Pour Wagener, la fibrille est un élément préexistant de la fibre; elle est lisse et la fibre est homogène. Chaque fibrille est formée d'une seule substance : la substance contractile. Les stries transversales résultent de la contraction. On voit en effet se produire dans ces fibrilles des enfoncements latéraux qui leur donnent l'aspect d'une série longitudinale de granules, tantôt de même volume, tantôt de volume différent. Les stries transversales sont donc dues à une division de la substance contractile. Il n'existe pas de disques transversaux cloisonnant les fibrilles. Celles-ci sont plongées dans une substance intermédiaire protoplasmatique, qui les entoure complétement. Les granules des disques accessoires sont ou bien des parties des fibrilles, ou bien des lacunes remplies de substance intermédiaire et produites par les enfoncements des fibrilles voisines.

Fredericq considère la fibre musculaire comme un faisceau de fibrilles très délicates, et réunies par une matière unitive à grande cohésion. La division en fibrilles provient de la dissolution de la substance unitive, ou de la coagulation de la substance même des fibrilles, ou des deux causes à la fois. Ces fibrilles sont réunies en colonnettes musculaires.

Ranvier définit le faisceau musculaire primitif (1) : « Une très grande cellule limitée par une membrane, le sarcolemme, parsemée d'un nombre plus ou moins considérable de noyaux dont le siège est variable suivant les espèces animales, et constituée par une masse protoplasmatique creusée de canaux, parallèles entre eux et à l'axe de l'élément, qui contiennent la substance musculaire striée. Les cylindres de Leydig ne sont pas les derniers éléments à considérer dans la fibre musculaire. En effet, nous pouvons

(1) Ranvier : *Leçons sur l'histologie du système nerveux*. T. II, p. 220. 1878.

arriver à la conception qu'ils sont construits sur le même type que le faisceau lui-même, et qu'ils sont formés aussi par des fibrilles, séparées par des lames protoplasmatiques extrêmement minces. De la sorte, la cellule musculaire serait partagée dans le sens longitudinal par des cloisons (de protoplasme) d'autant plus minces que les parties qu'elles séparent auraient de plus petites dimensions.

Gerlach distingue dans le muscle une substance anisotrope, seule contractile, et une substance isotrope. La première, appelée aussi *substance motrice*, se trouve dans la fibre sous forme de cylindres enveloppés par une mince pellicule de substance isotrope; celle-ci en s'épaississant suivant une ligne tout le long du cylindre contractile produit la striation longitudinale. La substance isotrope est considérée par lui comme *substance nerveuse*, identique avec celle du cylindre-axe des nerfs, avec laquelle elle est en communication directe. Le muscle devient pour lui la terminaison contractile du nerf. La striation transversale est due aux zigzags des stries longitudinales.

Newman admet les fibrilles de Krause, mais à l'état de repos on ne voit aucune striation dans le muscle; chaque case est alors remplie d'un plasma musculaire biréfringent. La striation survient pendant la contraction.

En 1880, les opinions les plus divergentes existaient donc encore sur la structure intime de la fibre musculaire. On chercherait en vain deux auteurs complétement d'accord sur son organisation, et cependant, le court aperçu historique que nous venons de donner le prouve, ce n'est pas au manque de travaux qu'il faut l'attribuer. Il serait difficile de donner une idée de sa structure sans se prononcer pour l'une ou pour l'autre théorie. Le plus grand nombre des auteurs cependant ont abandonné la théorie de Bowman, et se sont prononcés pour la préexistence des fibrilles, qu'ils considèrent comme des cylindres renfermant diverses substances plus ou moins séparées, et distribuées suivant un ordre plus ou moins compliqué. Les fibrilles sont plongées dans une substance fondamentale qui sert à les réunir les unes aux autres. Entre les différentes fibrilles, personne n'a décrit de liaison directe.

Les travaux nombreux publiés récemment sont aussi loin d'être concordants et de porter la lumière dans l'esprit du lecteur.

Haycraft regarde la fibrille comme privée de toute structure et possédant une forme variqueuse. C'est à peine si la ligne de Dobie, dont il ne saurait nier l'existence, tendrait à y faire admettre une trace de structure. Mais qu'elle est la nature de cette ligne? Est-ce un prolongement du sarcolemme dans l'intérieur de la fibre; un ciment plus soluble dans l'alcool que la matière fibrillaire; ou peut-être une petite crête de la fibrille? Il n'ose

choisir entre ces diverses hypothèses. Les fibrilles variqueuses, réunies ensemble par une matière unissante, donnent une fibre également variqueuse, c'est-à-dire une fibre qui présente des dilatations et des rétrécissements successifs. La striation transversale de la fibre est due à sa forme (!). La bande obscure correspond aux dilatations, la bande claire aux dépressions. La ligne de Dobie se trouve au milieu de la dépression, la strie de Hensen au sommet de la partie convexe.

Retzius fit des recherches sur la structure des muscles à l'aide de la méthode de l'or, et il arriva à des résultats complètement différents de ceux connus jusqu'alors. Il trouve que, de chacune des cellules (1) qui occupent le centre de la fibre du *Ditiscus*, naissent trois ou quatre systèmes de prolongements protoplasmatiques filiformes, colorés en rouge par l'or, et s'étendant transversalement dans toute la fibre. Ces prolongements s'anastomosent fréquemment entre eux, se bifurquent dichotomiquement en marchant vers la périphérie et forment ainsi un vaste réseau. Aux points de rencontre des prolongements et aux endroits de bifurcation il existe une granulation. C'est ce que montrent admirablement les coupes transversales. Sur une fibre placée longitudinalement, on ne voit de ces réseaux que la coupe optique des filaments et des granulations qui les constituent, sous la forme de stries granuleuses. Les plus épaisses, qu'il appelle : *couche granuleuse ou réseau de 1r ordre*, occupent la place de la membrane de Krause. D'autres, plus fines, correspondent à la strie de Hensen : *couche granuleuse de 2e ordre*. Celles de 3e *ordre* se trouvent comprises entre les deux premières; elles ne sont probablement formées que par des granulations isolées sans réseau.

Les réseaux transversaux de 1r et de 2e ordre sont réunis les uns aux autres par les cellules centrales, par les granulations elles-mêmes qui vont en s'effilant jusqu'à rencontrer celles du réseau sous-jacent et par de fines membranes, *Häutchen*, non colorées par l'or. Ainsi se forment des cases qui contiennent les autres éléments constitutifs de la fibre, ou la *Zwischensubstanz*.

Bremer, comme Retzius, décrit dans la fibre l'existence d'un réseau transversal formé par des prolongements cellulaires anastomosés des corpuscules musculaires. Les mailles du réseau correspondent aux champs de Cohnheim. Dans chaque champ, il décrit un point central relié à la périphérie

(1) Retzius considère chaque noyau comme appartenant à une cellule musculaire; aussi y a-t-il pour lui dans une fibre autant de cellules musculaires qu'il y a de noyaux. Lorsque ces derniers occupent le centre de la fibre, comme cela existe chez le dytique, ils forment, avec le protoplasme qui les entoure, une colonne de cellules musculaires limitées extérieurement par une membrane propre, mais en continuation directe les unes avec les autres suivant l'axe de la fibre (Taf. I, fig. 12; Taf. II, fig. 37, etc.).

par des filaments rayonnants. Les champs de COHNHEIM seraient ainsi partagés en un certain nombre de champs plus petits. Ce serait là, d'après lui, la preuve directe de ce fait, annoncé pour la première fois par KÖLLIKER, que chaque champ de COHNHEIM représente la coupe d'un faisceau de fibrilles.

Sur une vue longitudinale les réseaux se présentent comme des stries granuleuses de premier et de second ordre. La strie de premier ordre forme la bande obscure, les filaments qui relient les grosses granulations entre elles formeraient la strie de HENSEN. La strie de second ordre occupe le milieu de la bande claire. Elle correspond au réseau de premier ordre de RETZIUS et à la membrane transversale de KRAUSE, WERCKEL, SACHS, etc.

Pour WAGENER les fibrilles sont encore, à l'état de repos du muscle, des cylindres pleins et homogènes, formés exclusivement de substance contractile. Tous les muscles décrits par les auteurs étaient à un état plus ou moins avancés de la contraction, car le muscle au repos absolu est sans striation. Il prétend avoir observé le mode d'apparition des stries transversales sous l'influence de la contraction. Au moment où le muscle se contracte, les fibrilles se divisent en bâtonnets, c'est-à-dire que la substance anisotrope qui les constitue se partage en un grand nombre de particules anisotropes que sépare une substance isotrope. Ces petits corps anisotropes, en se fusionnant, vont produire des stries de plus en plus épaisses. Une substance interfibrillaire isotrope sépare ces fibrilles. RETZIUS a coloré par l'or cette substance interfibrillaire et aussi une partie des fibrilles.

LEYDIG a distingué récemment dans la fibre deux bandes alternatives : une bande obscure ou *Hauptscheibe*, et une bande claire, *Nebenscheibe*, traversée en son milieu par une strie transversale. La première est formée de bâtonnets, *Stäbchen*. Dans la seconde on distingue une ou deux rangées de granulations, *Knoten*, et un fond homogène.

Si nous avons bien compris l'auteur, toute la fibre serait formée par une substance homogène solide et élastique. Dans la bande obscure cette substance présenterait des vides longitudinaux formant les bâtonnets. Ceux-ci ne sont donc pas libres, ni nettement séparés de la substance dans laquelle ils se trouvent, car les lignes qui marquent leurs limites se continuent insensiblement avec la substance intermédiaire. On peut reconnaître, dit-il, « *dass die scharfe Linie nach beiden Seiten sich abdacht, man es also nicht mit einem losgelösten Stäbchen zu thun hat, sondern mit Falten, Leisten oder Längsverdickungen der homogenen Substanz welche einen guten Theil der Scheibe ausmacht* » (1).

(1) LEYDIG : *Zelle und Gewebe*, p. 138 et 139. Bonn, 1885.

La même chose a lieu pour les granules de la bande claire.

Les bâtonnets, en s'unissant bout à bout ou par l'intermédiaire des granules, forment les fibrilles.

Les granules sont réunies transversalement par des filaments, portions épaissies de la substance homogène.

Cet ensemble forme donc un réseau à mailles allongées, occupé par la substance élastique. Les trabécules de ce réseau, c'est-à-dire : bâtonnets, granules et filaments transversaux, communiquent ensemble; elles sont creuses et leur intérieur est occupé par une substance semi-liquide. Cette dernière est la seconde substance constitutive de la fibre, et le siège de la contractilité, d'après Leydig.

La substance élastique suit tous les mouvements de la substance contractile. Si celle-ci s'accumule dans les bâtonnets, les granules disparaissent, et vice versâ. Aussi les différents aspects que peut présenter une fibre sont-ils dûs aux mouvements de la substance semi-liquide.

Nous croyons utile d'appeler l'attention sur la grande différence qui existe entre ce réseau de Leydig et celui de Retzius de Bremer. Les mailles du réseau de Retzius, renfermant la substance liquide du muscle, sont occupées, d'après Leydig, par la substance fondamentale, qui est solide et élastique; tandis que les trabécules du réseau, considérées par Retzius et Bremer comme des prolongements protoplasmatiques des cellules centrales, sont, pour Leydig, des cavités creusées dans la substance élastique et remplies de la partie liquide de la fibre.

Rollett, dans un dernier travail, distingue deux parties constituantes dans le contenu du sarcolemme : le sarcoplasme et les fibrilles. Le sarcoplasme est la substance hyaline, ou finement granuleuse qui remplit tout l'espace en dehors des fibrilles. Celles-ci sont des éléments articulés, provenant de la succession régulière de différentes substances plus ou moins nombreuses, de forme et de propriétés différentes, suivant l'état physiologique du muscle. Ces fibrilles sont réunies en groupes. Le réseau de Retzius et de Bremer est formé par le sarcoplasme; les mailles en sont occupées par la substance différenciée des colonnettes musculaires.

Rabl parle dans le même sens (1). - La substance intermédiaire de Retzius est formée par les fibrilles, dit-il; et ce qui se colore par le chlorure d'or est la véritable substance interfibrillaire -.

(1) Rabl : *Ueber Zelltheilung, etc.*; Morphologisches Jahrbuck, Bd. X, p. 312, 1885.

La confusion que nous avons signalée plus haut persiste donc toujours. Les travaux les plus récents ne sont pas destinés à jeter beaucoup de lumière sur la question; il semble au contraire que les nouvelles idées émises par Retzius, Bremer et Leydig sur la structure musculaire ne peuvent qu'ajouter encore à la confusion générale.

A quoi faut-il attribuer cette divergence inouïe d'opinions entre tant d'observateurs consciencieux et de grand mérite? Comment comprendre qu'après une discussion de plus d'un siècle il règne encore un désaccord universel sur une question si importante? Nous croyons qu'il faut l'attribuer à plusieurs causes.

La première, c'est que l'on n'a pas remarqué la différence considérable de structure qui existe entre les muscles des ailes de certains insectes et ceux des pattes. Krause, Merkel, Sachs, Wagener, Fredericq, Ranvier, etc., tous s'appuient sur la présence incontestable de fibrilles dans les muscles des ailes pour prouver la préexistence des fibrilles dans une fibre musculaire striée quelconque. Ils vont plus loin. Après avoir décrit la structure de ces fibrilles dans les muscles des ailes, ils admettent une structure identique pour les muscles des pattes. De là un grand nombre de théories sur la constitution musculaire, qui doivent tomber du moment que la différence de structure entre ces deux espèces de muscles aura été reconnue.

Une autre cause, c'est la méthode d'investigation adoptée généralement, dans la recherche de la structure intime de la fibre musculaire striée. La fibre musculaire striée, quelque compliquée que puisse paraître sa structure, n'est, en dernière analyse, qu'une modification plus ou moins profonde d'une ou de plusieurs cellules primitives. En suivant son développement on doit arriver nécessairement à une interprétation plus exacte de son organisation; or, la plupart des auteurs ont pris cet élément tout formé. Ils ont décrit les plus petits détails visibles, soit sur la fibre vivante, soit, le plus souvent, après l'action de réactifs. Tout a été signalé, tout a reçu un nom, variant avec l'idée que l'auteur se faisait de la structure musculaire. Il en est résulté cet encombrement de dénominations qu'on trouve dans la littérature et qui n'apprennent rien sur la structure intime des diverses parties de la fibre.

La troisième cause, la plus importante peut-être, réside dans l'emploi des réactifs. Les observations décrites par la plupart des auteurs ont été faites sur des fibres musculaires soumises à l'action de différents

liquides : conservateurs, fixateurs, coagulants et autres; on a considéré les figures ainsi obtenues comme des images fidèles de la fibre vivante. Mais on oubliait de rechercher les modifications que les agents chimiques pouvaient produire dans l'élément musculaire. C'est là un oubli regrettable, qui, comme nous le verrons dans ce mémoire, a donné lieu à beaucoup d'erreurs.

Depuis quelques années, nos connaissances sur l'organisation intime de tout protoplasme vivant se sont considérablement enrichies. On attache une importance de plus en plus grande aux réactifs, et l'on étudie avec soin les modifications chimiques qu'ils déterminent dans les différentes parties du corps cellulaire. La technique microscopique s'est emparée des précieuses méthodes d'analyse fournies par les digestions artificielles; et, par suite, les idées généralement reçues sur la structure musculaire ont été ébranlées.

Déjà en 1880, J. B. Carnoy développait devant nous la thèse suivante : « *La cellule musculaire est une cellule ordinaire dont le réticulum s'est régularisé, et l'enchylème chargé de myosine.* » Il a formulé les mêmes idées dans sa *Biologie cellulaire* (1) et, dans la fig. 38 de cet ouvrage, il montre clairement la transformation du réticulum plasmatique en réticulum musculaire par la régularisation de ses mailles, ainsi que les premières traces du dépôt de myosine dans l'enchylème originel. Cette figure est un résumé aussi exact que remarquable de tout ce que l'on peut dire sur la structure intime de la fibre striée. Dans son récent et important travail (2), Melland confirme les résultats de cet enseignement. Le présent mémoire ne sera guère que le développement et la mise en lumière des vues qu'a proposées sur ce point le savant professeur de Louvain.

§ II. Observations personnelles.

I. GÉOTRUPE *(Geotrupes stercorarius).*

La fibre musculaire est d'abord examinée à frais, c'est-à-dire sans addition d'aucun réactif. Pour cela, nous arrachons une patte à l'animal vivant, nous dissocions rapidement dans une goutte de plasma les quelques fibres qui pendent librement à son extrémité et, après avoir déposé le couvre-objet, nous faisons un examen superficiel. Les contractions vives et répétées qui se

(1) J. B. Carnoy : *Biologie cellulaire*, p 193, 1884.

(2) Melland : Quat journ., t. XXIV, p 371 et sqq.; July 1885.

produisent dans les éléments musculaires prouvent leur vitalité et leur intégrité. Nous mettons au point une fibre qui n'est pas trop épaisse, et dont les contractions commencent à diminuer d'intensité. On la trouve constituée de bandes, alternativement claires et obscures, telles qu'elles ont été décrites par la plupart des auteurs. La bande claire FIG. 1*bc*, moins haute, est traversée en son milieu par une ligne obscure; cette ligne sera désignée dans ce mémoire sous le nom de *strie transversale*, FIG. 1 *st*.

Nous devons faire ici une remarque assez importante. Tous les auteurs qui ont étudié la structure de la fibre musculaire striée, parlent de bandes obscures et claires. C'est uniquement pour nous conformer à cet usage que nous emploierons les mêmes expressions. Cependant elles n'auront sous notre plume qu'une signification relative. D'une manière absolue, il n'y a pas de bandes obscures; la fibre musculaire bien mise au point et examinée à la lumière réfléchie, est hyaline dans toute son étendue. On y distingue seulement une ligne transversale plus ou moins épaisse, bordée d'un petit espace clair, se répétant à intervalles réguliers dans toute la longueur de la fibre : c'est la bande *claire*. Les bandes hyalines interposées s'appellent *obscures*, parce qu'elles sont moins claires que les premières.

A un examen plus attentif, fait avec un grossissement convenable, la strie transversale n'apparaît pas comme une ligne droite, régulière, nettement limitée; mais elle se montre formée par la juxtaposition de granulations, plus ou moins brillantes suivant leur volume, et réunies les unes aux autres par une ligne transversale. Ces granulations se répètent, au niveau de cette strie, dans toute l'épaisseur de la fibre. On les voit avec netteté quand on relève la vis micrométrique de façon à ne mettre au foyer que la partie superficielle du muscle, FIG. 2. En abaissant ensuite le tube du microscope, les granulations profondes arrivent successivement au point. Elles sont placées dans toutes les positions vis-à-vis des granulations superficielles, c'est-à-dire qu'elles viennent combler les vides existant entre ces dernières; la strie transversale, par la fusion apparente de tous ces éléments, acquiert les dimensions d'une bande dont l'épaisseur varie avec celle des granulations elles-mêmes, FIG. 3.

Ces granulations sont variables de forme et de volume. Elles sont tantôt sphériques, très petites, à peine visibles; la strie transversale paraît alors nette et régulière, FIG. 4. Ailleurs elles sont épaisses et volumineuses, cachant presque entièrement la ligne transversale qui les réunit. D'autres fois, enfin, elles sont allongées dans le sens de l'axe de la fibre; c'est surtout dans ces

conditions que l'on obtient une strie large et épaisse, en descendant fortement le tube du microscope, FIG. 2 et 3.

Quelle que soit leur forme, ces granulations ne sont jamais nettement limitées. Latéralement, elles se continuent avec la strie qui les traverse et qui les réunit; en haut et en bas, elles s'amincissent en se perdant dans l'espace clair. Quelquefois on voit l'une ou l'autre granulation se continuer avec un filament longitudinal épaissi de la bande obscure, FIG. 2.

La strie transversale s'étend jusqu'au sarcolemme, avec lequel elle semble être en continuation directe.

De chaque côté de cette strie il y a un espace clair. L'aspect qu'il présente est assez important pour que nous nous y arrêtions quelques instants. Tantôt très étroite, cette partie de la bande claire ne présente aucun détail de structure, si ce n'est çà et là le filament épaissi déjà signalé, et qui s'étend sans interruption sur une longueur variable, FIG. 2. Ses bords sont un peu irréguliers et, comme HEPPENER l'a fait remarquer le premier, sa position change avec la direction des rayons lumineux, de même que son aspect varie avec la position du foyer de l'objectif; nos schéma 1 et 2, PL. I le prouvent. Tantôt l'espace clair est plus large, d'un aspect spécial, intermédiaire entre celui de la bande obscure et celui de la strie transversale. Il est alors formé, de chaque côté de la strie, d'une rangée de petits corps solides rectangulaires, ayant leur grand axe parallèle à celui de la fibre; plus rarement ces corps ont une forme plus ou moins sphérique. Chacun d'eux se trouve mathématiquement en dessous et au-dessus d'une granulation de la strie transversale FIG. 4, et sur le trajet d'un des filaments longitudinaux de la bande obscure. En relevant et en descendant le tube du microscope, on observe les mêmes phénomènes que pour la strie transversale, car ces solides se répètent, à un même niveau, dans toute l'épaisseur de la fibre. Un mince liséré clair les sépare de la strie et de la bande obscure. L'ensemble de ces éléments d'une même rangée correspond à la *couche granuleuse* (Körnerschicht) de FLÖGEL, aux *Nebenscheiben* des auteurs allemands et aux *disques accessoires* des français. Nous leur conserverons cette dernière dénomination.

La bande obscure, continue d'un côté de la fibre à l'autre, paraît matte, homogène et sans structure. Mais lorsqu'on met au foyer la surface de la fibre, on voit cette bande traversée dans toute sa hauteur par de fines lignes longitudinales : filaments obscurs à contours réguliers, situés à égale distance les uns des autres, parallèles entre eux et au grand axe de la fibre. On en trouve une au-dessous de chaque granulation de la strie ou de chaque élément du disque accessoire. Arrivées à l'espace clair, elles devien-

nent généralement invisibles, FIG. 2 et 4. Parfois certains de ces filaments sont plus épais que les autres, sur une certaine étendue, et alors ils traversent la bande claire en passant par un solide du disque accessoire, si celui-ci existe, et par une granulation de la strie transversale, comme on le voit sur les mêmes figures.

En descendant le tube du microscope, ces lignes disparaissent; ce qui tendrait à écarter l'idée qu'elles pourraient être la coupe optique de membranes internes, ou d'une substance répartie sous la forme de lamelles dans l'intérieur de la fibre, et à les faire considérer plutôt comme de véritables filaments.

Un fait important a été signalé, pour la première fois, par BOWMAN : l'aspect des bandes change avec la position du foyer. Lorsque le tube du microscope est fortement relevé, la strie transversale, la bande obscure et le disque accessoire paraissent brillants et réfringents, tandis que les espaces clairs qui les séparent sont obscurs; ces détails sont indiqués dans notre schéma 2. En abaissant le tube, l'aspect change : les parties claires deviennent obscures, comme dans notre schéma 1. C'est cette dernière position du foyer que nous avons choisie généralement, pour faire nos descriptions et exécuter nos dessins.

Tels sont les détails que l'on observe dans la partie striée; restent les noyaux et le sarcolemme.

Le sarcolemme enveloppe complétement la fibre; on le voit nettement aux bords latéraux du muscle. Il est convexe au niveau de la bande obscure, et il s'infléchit vers la strie transversale à laquelle il paraît attaché. Cette union n'est pourtant pas solide. Car, sous l'influence de l'eau, on voit cette membrane se détacher à certains endroits, et, sous l'action prolongée de la KOH à 1 ou à 10 o/o, le contenu se gonfle, la membrane crève, la substance striée se désagrège en petites particules et le sarcolemme vide, homogène et sans structure apparente montre a peine des traces de son union avec la strie transversale.

Les noyaux se trouvent sous le sarcolemme. Ils sont allongés dans le sens de la fibre, et possèdent une membrane distincte. Les anses ou les tronçons de l'élément nucléinien sont nettement visibles dans leur intérieur. Ces noyaux sont entourés d'un protoplasme granuleux et peu abondant.

Alcool. — Eau bouillante.

Pour fixer et conserver les muscles, nous avons employé l'alcool, à divers degrés de concentration, et l'eau bouillante.

Méthodes. Les muscles enlevés sur l'animal vivant sont déposés directement dans l'alcool, ou, mieux encore, l'insecte tout entier est plongé dans ce liquide, — après avoir fait quelques entailles dans la cuticule pour favoriser et accélérer l'action du fixateur; — de cette façon on est sûr que les fibres sont intactes au moment de l'action du réactif.

Pour opérer la coagulation par l'eau bouillante, nous avons suivi la méthode de Bobretzky (1); l'eau distillée, placée dans une capsule, est d'abord portée à la température de 50°. Pour être certain d'agir sur des muscles non altérés, nous ouvrons l'animal par le dos et, après avoir enlevé le tube digestif pour mettre à nu les faisceaux musculaires blancs qui animent les pattes, nous le plongeons dans l'eau de la capsule, et nous poussons rapidement la température jusqu'à 100°. Après cela, les muscles sont déposés dans l'alcool, faible d'abord, plus fort ensuite.

Les fibres ainsi traitées peuvent encore subir l'action des diverses matières colorantes : hématoxyline, fuchsine, bleu de méthyle, carmin de Mayer, etc. A cet effet, on les lave à grande eau, afin d'enlever tout l'alcool qui les imprègne; puis on les met dans la solution colorante pendant un temps variable, suivant la nature de cette dernière et le volume de l'objet. Après un nouveau lavage, on les utilise directement, ou bien on les enrobe pour y pratiquer des coupes microtomiques. Qaunt à l'enrobage, nous avons suivi la méthode à la paraffine (2).

1° *Eau bouillante.*

La fig. 5 montre une *coupe longitudinale* d'une fibre fixée par l'eau bouillante, et colorée par l'hématoxyline. La bande claire est traversée par la strie transversale, portant des granulations ou épaisissements, sphériques colorés en bleu-pourpre. La bande obscure, plus haute que la première, n'est pas une bande continue. Elle est formée de bâtonnets fusiformes, colorés également en bleu-pourpre, tous de même volume, placés à la même hauteur, indépendants les uns des autres et séparés par un espace clair. Chacun de ces éléments est placé en dessous d'une granulation de la strie transversale. Entre celle-ci et la bande obscure, existe l'espace clair, dont nous avons déjà signalé la présence sur la fibre vivante.

(1) J. B. Carnoy : *Biologie cellulaire*, t. I, p. 102.
(2) Id. : p. 119 et 120.

Bande obscure. Le diamètre des bâtonnets de la bande obscure est variable. Quelquefois il arrive qu'ils se touchent latéralement. Ils forment alors une véritable bande continue, réfringente, allant d'un côté de la fibre à l'autre; mais les irrégularités, les crénelures que présentent ses bords prouvent qu'elle provient de la fusion latérale des bâtonnets primitifs. Chaque crénelure correspond en effet à un épaisissement de la strie transversale, et représente par conséquent l'extrémité libre d'un bâtonnet, FIG. 6. On peut d'ailleurs produire cet aspect à volonté sur un élément musculaire un peu épais, isolé par dissociation. Lorsque la surface de la fibre est exactement mise au point, on voit nettement que les bâtonnets de la bande obscure sont indépendants les uns des autres. Mais, si l'on presse un peu la vis micrométrique, les bâtonnets situés plus profondément arrivent au foyer, et viennent combler les espaces qui séparaient les éléments primitifs et former avec eux une bande continue. Les bâtonnets étant fusiformes, leurs extrémités seront plus longtemps libres que leur partie médiane; de là, l'aspect crénelé des bords de la bande obscure.

L'élément constituant de la bande obscure est donc le bâtonnet. Tous les éléments situés à un même niveau de la fibre étant identiques, les particularités de la bande obscure sont celles de chaque bâtonnet.

Or celui-ci peut présenter des détails multiples. Tantôt il est, comme dans la FIG. 5, fusiforme et homogène dans toute son étendue; la bande obscure sera donc aussi homogène, FIG. 6. Tantôt la partie centrale de chaque élément est plus obscure, plus épaisse et aussi plus fortement colorée par l'hématoxyline : on dirait que toute la matière a voulu s'accumuler, se condenser au centre du bâtonnet, FIG. 8. Ici nous aurons donc une bande obscure traversée en son milieu par une ligne plus foncée, correspondant à ce que les auteurs désignent communément sous le nom de : *strie de Hensen*, FIG. 8 et 9. Que cette accumulation de la matière s'accentue au centre du bâtonnet, celui-ci sera bientôt réduit à un épaisissement central, et la bande obscure elle-même à une simple ligne plus ou moins épaisse, ainsi que cela se voit dans la FIG. 7.

Tantôt encore ce sont les extrémités du bâtonnet qui sont plus épaisses et plus colorées que la partie médiane. Le bâtonnet prend alors la forme d'un biscuit, FIG. 11; la partie centrale est moins colorée par l'hématoxyline, et la bande tout entière paraît traversée en son milieu par une ligne claire. Ces épaississements s'accentuant davantage, le bâtonnet sera transformé en deux tronçons reliés par un fin filament longitudinal, et la bande obscure paraîtra double; ce détail intéressant est indiqué sur la FIG. 12.

Entre deux stries transversales, c'est-à-dire dans un seul segment musculaire (Muskelfächer de Krause), nous avons ainsi deux bandes obscures (Querscheiben) séparées par un espace clair plus ou moins large; cet espace clair a été désigné aussi par les auteurs sous le nom de « *strie de Hensen.* »

La ligne que l'on peut rencontrer au milieu de la bande obscure n'est donc pas toujours due à la même cause. Elle peut être produite par un épaississement médian de chaque bâtonnet; elle est brillante quand on relève le tube du microscope pour devenir de plus en plus foncée, à mesure qu'on le descend; en outre, elle est très sensible à la coloration par l'hématxoyline et se teint plus intensément que les extrémités des bâtonnets. Elle peut aussi être occasionnée par un léger épaississement des extrémités des éléments de la bande obscure; elle possède alors les mêmes propriétés optiques que la précédente, mais à un degré beaucoup moindre, et elle se colore moins intensément que le reste de la bande. Enfin, quand le bâtonnet est complétement divisé en deux tronçons, elle n'est plus formée que par les filaments longitudinaux qui relient ces tronçons; et, dans ce cas, elle est obscure quand on relève la vis, et elle s'éclaircit à mesure qu'on la descend; enfin l'hématoxyline ne la colore plus.

Malgré les différences si considérables qui existent entre les différentes stries occupant le milieu de la bande obscure, les auteurs les ont toujours confondues; ils les désigne toutes sous le nom commun de : *strie de Hensen.*

Enfin, il arrive souvent que le bâtonnet présente un épaississement, à la fois au centre et aux extrémités. De ces trois épaississements, celui du centre est généralement le plus volumineux, FIG. **13** et **14**. La partie qui les relie peut être assez épaisse, comme nous le voyons dans la fibre représentée par la FIG. **13**; quelquefois cependant elle est fine et délicate, réduite à un simple filament analogue à celui qui relie les deux tronçons des bâtonnets dans la FIG. **12**. La bande obscure, formée par la juxtaposition d'éléments ainsi constitués, présentera trois stries obscures, séparées par deux espaces clairs ou *stries de Hensen*, si l'on veut désigner ainsi toute ligne qui se marque dans la bande obscure.

Bande claire. La bande claire est généralement moins haute que la bande des bâtonnets. Sa hauteur dépend d'ailleurs de la présence ou de l'absence des disques accessoires, et, comme nous le verrons dans le dernier chapitre de ce travail, elle varie également avec l'état de repos ou de contraction du muscle.

La strie transversale qui la coupe en deux porte des épaississements de volume variable, comme dans la fibre vivante. Quand il existe des disques accessoires, chacun des éléments de ceux-ci se trouve sur une même ligne longitudinale avec un bâtonnet de la bande obscure et un épaississement de la strie; cela se voit nettement sur la FIG. 13. Sous l'action de l'hématoxyline, ces disques accessoires ne prennent qu'une légère teinte pourpre, tandis que la bande obscure et la strie se colorent intensément.

Dans les fibres où il n'existe pas de disques accessoires, et dans lesquelles les bâtonnets se sont scindés en trois parties assez distinctes, les parties extrêmes, plus ou moins rapprochées de la strie transversale, pourraient être prises pour les éléments d'un tel disque.

L'emploi des matières colorantes nous permet de distinguer les vrais disques accessoires. Si l'on se contentait d'examiner les fibres après fixation, sans addition d'aucun réactif colorant, on prendrait nos FIG. 14 et 15 comme représentant deux fibres absolument identiques. Dans chacune d'elles, en effet, nous trouvons une bande obscure formée de bâtonnets séparés, et un disque accessoire paraît y exister de chaque côté de la strie transversale dans la bande claire. Mais ajoutons à chacune de ces préparations une goutte d'hématoxyline, nous verrons surgir des différences. Tandis que dans la FIG. 14 tout se colore, les éléments de ce qu'on prenait pour le disque accessoire aussi bien que les bâtonnets, dans la FIG. 15 les épaississements de la strie et les bâtonnets de la bande obscure sont seuls sensibles à la coloration. Qu'est-ce à dire? Ce que nous prenions pour un disque accessoire, dans la FIG. 14, n'était qu'une partie séparée de la bande obscure jouissant des mêmes propriétés qu'elle; dans cette fibre il n'existe pas de disque accessoire. Dans la FIG. 15, au contraire, ce disque existe, mais le bâtonnet n'a subi aucune segmentation. La division du bâtonnet peut d'ailleurs coexister avec la présence d'un disque accessoire, comme cela se voit dans les FIG. 13 et 18. C'est surtout sur de pareilles fibres que l'on peut étudier facilement les différences de propriétés existant entre les éléments du disque accessoire et ceux de la bande obscure.

Outre la différence d'action des matières colorantes, nous trouverons plus loin d'autres moyens plus précieux pour juger de la véritable nature du disque accessoire, notamment l'action des réactifs digérants ou dissolvants, et l'emploi de la lumière polarisée.

La fusion latérale des éléments du disque accessoire ne s'observe jamais, même quand elle existe pour les bâtonnets, FIG. 16. La présence ou l'ab-

sence de ce disque n'influe pas sur les particularités que peut présenter la bande obscure; cela ressort clairement des FIG. 13, 18 et 20.

Les espaces clairs qui séparent la strie transversale, le disque accessoire et la bande obscure sont ici plus prononcés que sur la fibre vivante; de plus, nous y trouvons un détail de structure que l'examen de la fibre intacte ne nous avait pas révélé : entre les différents disques il existe une relation directe, les éléments qui les constituent sont reliés les uns aux autres par de fins filaments longitudinaux. C'est ce qu'on voit avec toute évidence sur des fibres analogues à celles représentées dans la FIG. 7, dans lesquelles la bande obscure est très réduite.

Les espaces clairs peuvent manquer complètement; les bâtonnets fusionnés ou non viennent alors toucher la strie transversale, FIG. 17.

Coupe transversale. La FIG. 21 représente une coupe transversale de la fibre musculaire du géotrupe. On y distingue un carrelage irrégulier, formé de champs triangulaires, quadrangulaires et pentagonaux qui sont limités par de fins filaments ou trabécules. Quelques-unes de celles-ci, plus épaisses que les autres, paraissent partir du centre de la figure, et, en se bifurquant, elles vont se terminer contre la membrane limitante ou sarcolemme.

Aux points où plusieurs de ces filaments se rencontrent il existe un léger épaississement. Les mailles circonscrites par ces trabécules ont un aspect mat et homogène. Nous verrons plus tard à quoi elles correspondent. Les auteurs les désignent communément sous le nom de « *champs de Cohnheim*; » nous leur conserverons provisoirement ce nom. Les trabécules qui les limitent ont été considérées par les auteurs comme la coupe optique de la substance interfibrillaire.

2° *Alcool.*

L'alcool, employé comme fixateur des muscles, donne les mêmes résultats que l'eau bouillante; mais il permet mieux de se rendre compte de la structure de la bande obscure, parce que les bâtonnets qui la composent sont devenus moins volumineux et mieux séparés les uns des autres. Aussi observe-t-on rarement leur fusion en bande continue. Leur hauteur est moins considérable, FIG. 15 et 18.

L'hématoxyline, la fuchsine, le bleu de méthyle colorent intensément les bâtonnets et les granulations de la strie transversale; les filaments reliant ces éléments les uns aux autres de même que les granulations du disque accessoire, s'il existe, ne prennent qu'une teinte légère.

Tous les détails que nous venons de décrire ont été vus sur des coupes microtomiques, pratiquées sur des muscles enrobés dans la paraffine.

La *dissociation*, faite sur les fibres fixées par l'alcool, vient confirmer pleinement tout ce que nous avons dit de la structure musculaire. Une dissociation grossière ne fait que séparer les unes des autres les fibres musculaires (Muskelfasern ou Muskelprimitivfibrillenbundel). Celles-ci sont trop épaisses, et les causes d'erreur trop nombreuses, pour y étudier avec fruit la structure interne : il est presque impossible que les rayons lumineux puissent traverser ce carrelage épais d'éléments, si différents de forme et de composition, sans subir des modifications dans leur direction et sans donner lieu à diverses illusions d'optique. Il faut donc pousser la dissociation jusqu'à séparer les éléments constituants de la fibre elle-même. Un fait connu des plus anciens observateurs, et décrit avec beaucoup de soin par SCHWANN (1), c'est la facilité avec laquelle la fibre musculaire, fixée par l'alcool et d'autres réactifs durcissants, subit la division longitudinale ou en fibrilles. Après une dissociation bien faite, on trouvera dans la préparation un grand nombre de fibrilles complétement isolées, à côté de fibres presque intactes; entre ces deux extrêmes on rencontre tous les intermédiaires désirables.

La fibrille ainsi obtenue est formée d'une série longitudinale de bâtonnets séparés par des granulations; un mince filament, parfaitement visible, FIG. **10**, **10'** et **11**, réunit ces deux éléments. Outre ce filament longitudinal, chaque granulation est encore coupée dans le sens transversal par une trabécule qui la relie à ses voisines, et dont on voit les restes dans les FIG. **10'** et **11**. Chaque épaississement de la strie transversale est ainsi traversé par deux filaments perpendiculaires l'un à l'autre; il peut présenter, quand il est libre, quatre bouts rompus. Outre ces trabécules visibles sur nos figures, il en est d'autres qui partent encore de chaque granulation et qui vont l'unir aux granulations profondes; nous les avons signalées sur la coupe transversale de la fibre, FIG. **21**.

Ces fibrilles servent admirablement dans l'étude de la constitution du disque accessoire. On remarquera, dans la FIG. **8**, que chaque élément constitutif de ce disque se trouve exactement sur le trajet du filament qui relie le bâtonnet à l'épaississement de la strie transversale; aux deux extrémités de la figure on voit sortir de chacun de ces éléments le filament qui devait le relier à la strie transverse.

(1) SCHWANN : *Müller's Handbuch der Physiologie*, Bd. II, p. 33.

En somme, les bâtonnets isolés présentent tous les détails de structure que nous leur avons attribués dans l'étude de la bande obscure : homogènes dans les FIG. **10** et **10'**, ils sont divisés presque en deux tronçons dans la FIG. **11**, et présentent un épaisissement médian dans la FIG. **8**. On peut même obtenir aisément des bâtonnets entièrement séparés, comme ceux qui sont dessinés à droite de la FIG. **10**.

Les muscles fixés, soit par l'eau bouillante, soit par l'alcool, présentent quelquefois aussi la division transversale ou séparation en disques. Ce phénomène, observé pour la première fois par BOWMAN, a été décrit par lui comme se faisant toujours dans la bande claire, par suite de la dissolution de la substance unissante longitudinale; les disques ainsi obtenus, identiques entre eux, n'étaient pour lui qu'un faisceau de *sarcous elements*, réunis par une substance unissante transversale. Tous les auteurs acceptant ses vues ont désigné ces disques sous le nom de « *disques de Bowman* ».

Avec ROLLETT, nous avons constaté que cette division, tout en se faisant dans la bande claire, ne s'exécute pourtant *jamais au milieu* de cette bande; la strie transversale reste toujours intacte. La dislocation se fait dans l'espace clair, situé entre elle et la bande obscure, ou bien, s'il existe un disque accessoire, elle peut se faire soit entre ce disque et la strie, soit entre lui et la bande obscure. Les disques, résultant de cette division transversale de la fibre, ne seront donc pas toujours des «disques de BOWMAN», dans le sens de l'auteur, c'est-à-dire des disques formés exclusivement par les éléments de la bande obscure. De pareils disques peuvent se produire, il est vrai; mais, à côté d'eux, on en trouve un grand nombre qui, outre la bande obscure, renferment encore une partie quelconque de la bande claire. La FIG. **20** représente un tronçon de fibre musculaire, obtenu par dissociation. On voit aux deux extrémités que la division s'est faite entre le disque accessoire et la bande obscure. A la partie inférieure de la fibre un disque est sur le point de se détacher; la séparation a lieu entre le disque accessoire et la strie transversale. Si la dislocation avait été complète, nous aurions eu un disque formé d'une bande claire, d'une bande obscure et d'un disque accessoire de la bande claire suivante. La FIG. **19** représente un autre disque; il provient d'une fibre dépourvue de disque accessoire. La dislocation s'y est faite, du côté inférieur, entre la bande obscure et la strie et, du côté supérieur, entre la strie et la bande obscure du segment musculaire voisin. Pour obtenir un disque, il ne faut pas même que la bande obs-

cure soit conservée. En effet, nous avons rencontré dans nos préparations un grand nombre de disques formés exclusivement d'une partie de la bande claire : soit de la strie transversale avec un ou deux disques accessoires, soit même de cette strie toute seule. Lorsque nous étudierons, dans les conclusions de ce chapitre, le mode de production de ce phénomène, nous verrons qu'il n'y a là rien d'extraordinaire.

Ces disques présentent encore de l'intérêt à un autre point du vue. Nous avons dit plus haut que les éléments qui se trouvent à un même niveau de la fibre se répètent dans toute son épaisseur. Nous n'avions d'autre preuve à alléguer que les phénomènes qui se produisent pendant les mouvements imprimés à la vis micrométrique. La surface d'une fibre étant mise au point, les premiers éléments disparaissent lorsqu'on presse la vis micrométrique; et cependant la fibre conserve son aspect primitif, parce que d'autres éléments, identiques aux premiers et situés en dessous d'eux, arrivent au foyer de la lentille. Dans les préparations que nous étudions les disques sont séparés; en appuyant légèrement avec la pointe d'un scalpel sur le couvre-objets, ces disques se déplacent facilement dans la préparation, et l'on peut les étudier sous toutes leurs faces. Les uns, conservant leur position primitive, roulent dans le liquide : leur aspect ne change pas, les éléments qui les constituent sont donc identiques, au moins les plus externes. D'autres tombent à plat, et nous montrent une figure variant avec leurs éléments. Prenons pour exemple le disque représenté dans la FIG. 19. S'il tombe à plat, de façon à tourner vers l'œil de l'observateur la strie transversale, son image sera analogue à celle qui est représentée dans la FIG. 21. Si, au contraire, il tombe à plat dans l'autre sens, c'est-à-dire de manière à montrer les pointes des bâtonnets, l'image sera toute différente; elle sera analogue à celle de la FIG. 96, dans laquelle chaque point noir représente la coupe optique d'un bâtonnet. Enfin, si un disque, semblable à celui qui va se détacher de la partie inférieure de la FIG. 20, tombait à plat dans la préparation, il offrirait encore une image différente de celle de la FIG. 21; elle rappellerait la FIG. 96, seulement les points noirs, au lieu d'être sphériques, seraient quadrangulaires.

Il arrive quelquefois que la division longitudinale de la fibre a lieu en même temps que la division transversale; on trouve alors les éléments constitutifs des deux bandes entièrement libres. La bande obscure donne des bâtonnets : ce sont les *sarcous elements* ou éléments charnus de BOWMAN.

Si nous comparons maintenant les images obtenues après l'action de ces réactifs avec celles que présente la fibre vivante, nous trouvons des différences considérables. Sur la fibre fraiche, la bande obscure était matte, continue, traversée de distance en distance par un fin filament longitudinal qui s'arrêtait à la bande claire. Ici, la bande obscure n'est plus homogène, elle est formée d'éléments distincts : des bâtonnets épais et fusiformes occupent la place des trabécules longitudinales; le fond mat a disparu, et se trouve remplacé par des espaces clairs.

L'aspect de la bande claire a aussi beaucoup changé. Les variations dans la position du foyer n'y amènent plus les changements observés sur la fibre intacte; en outre, on y distingue nettement des filaments longitudinaux qui, s'élançant de chaque bâtonnet, vont se terminer soit dans un élément du disque accessoire, soit, si ce disque n'existe pas, dans un épaississement de la strie transversale.

Digestions.

Nous avons essayé de porter l'analyse de la fibre musculaire striée plus loin que ne le permettent les réactifs colorants et fixateurs. Frappé des résultats obtenus à l'aide des digestions artificielles, employées communément au laboratoire de Louvain, nous avons cherché à appliquer à nos recherches les mêmes procédés. Nous nous sommes servi à cet effet de l'acide chlorhydrique très dilué, de la potasse et de l'acide formique.

Voici comment nous avons procédé :

Méthodes. Une patte, enlevée à l'animal vivant, et coupée rapidement dans toute sa longueur, est plongée dans un flacon rempli d'acide chlorhydrique à 4 o/oo. Après avoir dissocié grossièrement les muscles pour favoriser l'action de l'acide, le flacon est maintenu dans l'étuve durant 3 ou 4 jours, quelquefois plus, à une température variant entre 37 et 42 degrés centigrades. Les fibres musculaires sont alors lavées à l'eau distillée, fixées par les vapeurs d'acide osmique et montées en préparation permanente dans une goutte de la liqueur de Ripart et Petit.

Pour la potasse, nous avons suivi deux procédés. Au commencement de nos recherches nous usions de la méthode précédente, c'est-à-dire que le muscle plus ou moins dissocié était mis à digérer, pendant 2 ou 3 jours, dans une solution de potasse à 1 o/o. Mais, à l'examen, nous ne trouvions plus qu'une masse granuleuse, sans structure aucune. Après bien des tentatives

infructueuses, nous avons obtenu quelque résultat en opérant comme il suit. Après avoir dissocié le muscle dans une goutte de sérum, on laisse la préparation se sécher un peu, pour faire adhérer les fibres au porte-objets. On ajoute alors une goutte de potasse à 1 o/o, et l'on dépose le verre-à-couvrir. Le tout est placé dans une soucoupe remplie du même alcali. Au bout de 10 à 15 minutes, la préparation est lavée : opération délicate! vu la grande fragilité des fibres musculaires ainsi traitées. Pour réussir, nous maintenons une goutte d'eau distillée d'un côté du couvre-objets, pendant que de l'autre nous soutirons continuellement le liquide, à l'aide d'un morceau de papier buvard. On reconnaît assez facilement le moment où toute la potasse est enlevée. En effet, au sortir du bain d'alcali, la fibre musculaire a un aspect tout particulier, elle est molle et dépourvue en apparence de toute structure fibrillaire; mais, à mesure que la potasse s'enlève, elle devient plus visible et reprend son facies ordinaire.

La fibre, bien lavée, est exposée aux vapeurs d'acide osmique, et conservée dans la liqueur de Ripart et Petit.

Cette opération dure assez longtemps, et neuf fois sur dix elle ne réussit pas. Aussi avons-nous cherché un autre procédé plus expéditif et plus sûr.

Si l'on fait arriver une goutte de potasse sur une préparation de muscle frais, pendant qu'on tient l'œil au microscope, ou voit que ce réactif gonfle considérablement la myosine, c'est-à-dire le fond mat qui forme la bande obscure. Ce gonflement a pour conséquence inévitable la destruction des filaments délicats qui traversent cette bande. Nous avons cherché à remédier à cet inconvénient, en donnant à la fibre une consistance plus ferme, par l'action fixatrice de l'alcool. L'alcool, venant en contact avec une fibre musculaire striée, lui enlève de l'eau et coagule ses substances albuminoïdes; cette coagulation sera d'autant plus forte que l'action de l'alcool aura duré plus longtemps. Il fallait donc avant tout déterminer le temps nécessaire au réactif pour consolider suffisamment les filaments longitudinaux, sans coaguler les albuminoïdes au point de les rendre *insolubles*. Après bon nombre d'essais, nous nous sommes arrêté au procédé suivant. Nous laissons l'alcool *absolu* agir durant 12 à 15 heures, jamais plus longtemps; puis nous lavons les muscles à l'eau distillée. Après les avoir bien dissociés, nous y déposons une goutte de potasse à 1 o/o, que nous laissons agir durant 5 à 15 minutes, suivant le muscle. La préparation, lavée à grande eau, peut alors être conservée. Après l'action de l'alcool, la

fixation par les vapeurs d'acide osmique est inutile. En employant de l'alcool moins concentré, on peut sans inconvénient y laisser le muscle pendant plus de 15 heures. C'est ainsi que nous avons encore obtenu de bons résultats après 36 heures de fixation dans de l'alcool à 50°. On peut aussi avoir recours à de la potasse plus concentrée, seulement elle doit agir moins longtemps, et le résultat est moins constant. Nous avons souvent employé la potasse à 10 o/o, mais alors nous lavions la préparation après 4 ou 5 minutes d'action, au maximum.

Si l'on veut assister à l'action du réactif, on opère d'une façon un peu différente. A la fibre dissociée on ajoute une goutte d'eau distillée, et l'on place le couvre-objets. Après avoir mis au point un endroit convenable, on dépose, à côté du petit verre, une goutte de potasse à 1 o/o, pendant que de l'autre côté on soutire le liquide de la préparation. Bientôt la potasse fait sentir son action. La fibre se gonfle considérablement, elle devient pâle, homogène et l'on n'y distingue plus que vaguement les stries transversales. En laissant agir le réactif pendant des temps variables, sur différentes préparations; ou bien en l'introduisant doucement, de façon à ce qu'il ait agi d'un côté avant d'entamer l'autre, on peut facilement reconstituer l'histoire de son action, après des lavages soigneusement répétés.

Voyons maintenant les résultats que nous avons obtenus.

Procédé à l'acide chlorhydrique. Après l'action de l'acide chlorhydrique, on ne distingue plus ni bandes claires ni bandes obscures : toute la fibre est réduite à un *réticulum régulier* à mailles très allongées, FIG. 22. Chaque maille a une forme rectangulaire; son plus grand diamètre est parallèle à l'axe de la fibre. Elle a pour limites latérales les fines lignes longitudinales que nous avons vues dans la bande obscure de la fibre vivante, et qui passaient au milieu des bâtonnets après l'action de l'eau bouillante ou de l'alcool. Ce qui prouve que ce sont bien les mêmes éléments, c'est la position qu'ils occupent vis-à-vis des granulations de la strie transversale; ces filaments, minces et délicats, vont en effet se terminer, en haut et en bas, dans un épaississement de cette strie.

Les filaments des différents segments musculaires étant placés les uns au-dessus des autres, leur ensemble forme des fibrilles étendues suivant toute la longueur de la fibre, et croisées, à intervalles réguliers, par les stries transversales.

Un filament analogue, mais plus épais, forme la base de chaque maille; l'ensemble de ces filaments constitue une fibrille transversale.

Aux points de rencontre de ces deux fibrilles, on remarque un épaississement.

Le filament transversal n'est autre que la strie qui, sur la fibre vivante, coupait en deux la bande claire; cela résulte des épaississements qu'il porte et de sa terminaison contre le sarcolemme.

L'intérieur des mailles n'est occupé que par le liquide conservateur; la substance matte et homogène, qui formait la partie principale, le fond de la bande obscure, a été totalement enlevée par l'acide chlorhydrique.

Les noyaux sont restés sous le sarcolemme. Leur contenu s'est éclairci; on voit dans leur intérieur l'élément nucléinien qui est resté intact.

Le sarcolemme présente, à l'encontre de ce que nous avons vu sur la fibre vivante, une dépression au niveau des mailles et une proéminence vis-à-vis de la strie transversale.

La FIG. **22** montre tous ces détails.

Procédé à la potasse. Ce procédé l'emporte sur le précédent par la constance des résultats, la netteté et la beauté des préparations. Pour réussir, il faut opérer vite, et laver soigneusement le muscle, après l'action du réactif, pour enlever jusqu'aux dernières traces de potasse. La FIG. **23** montre une fibre obtenue par ce procédé; elle ressemble entièrement à celle que nous avons décrite plus haut, et qui est représentée par la FIG. **22**.

Les FIG. **24**, **25** et **26** sont plus intéressantes, car elles reproduisent des stades différents de l'action de la potasse diluée. Pour comprendre ces figures, il faut se rappeler ce que nous avons dit de l'action des réactifs coagulants sur la fibre musculaire, et jeter un coup d'œil sur les FIG. **5** à **20** qui en montrent tous les détails. Comparons, par exemple, la FIG. **24** avec la FIG. **20**. Dans l'une et l'autre, nous trouvons une bande claire, formée par la strie transversale, et deux disques accessoires; les éléments de ces disques ont une forme identique; la potasse les a donc respectés. Mais la bande obscure est toute différente. Dans la FIG. **20**, les bâtonnets qui la constituent ont une forme régulière, et sont tous identiques entre eux. La FIG. **24** ne présente rien de semblable; ses bâtonnets sont irréguliers, à contours déchiquetés et comme rongés par le réactif; dans toute la figure on ne trouve pas deux bâtonnets identiques. Cette irrégularité est plus marquée encore dans la FIG. **25**. A mesure que l'action du réactif s'accentue, les bâtonnets perdent

de leur diamètre et, à la fin, on arrive à des images analogues à celle de la FIG. **26**, c'est-à-dire que les bâtonnets ont disparu, et que les filaments longitudinaux qui les traversaient ont seuls résisté à l'action du dissolvant.

Ces figures présentent encore une particularité; les disques accessoires qu'elles porteut ont été également épargnés par le réactif. Nous verrons plus tard toute l'importance de ce détail, lorsque nous traiterons de la nature des éléments qui entre dans le disque accessoire.

Dans toutes les fibres traitées par la potasse, les noyaux ont disparu; on reconnaît facilement la place qu'ils ont occupée par la persistance de leur membrane. Ce fait n'est pas étrange, les alcalis étant les dissolvants par excellence de la nucléine (1).

Le sarcolemme est rompu à plusieurs endroits par le gonflement considérable de la substance musculaire, mais il n'est pas attaqué par le réactif. Nous avons souvent trouvé le sarcolemme vide après une action trop prolongée de la potasse sur des muscles frais. Il apparaît alors comme une enveloppe hyaline, homogène, de tous points identique à la membrane cellulaire.

Digestion par l'acide formique. Nous avons aussi appliqué, à titre de contrôle, l'acide formique sur les muscles vivants du géotrupe. Nous n'avons pas été peu étonné de trouver, après 5 minutes d'action, le réticulum presque complètement dégagé de l'enchylème myosique, identique à celui que l'on obtient par les longues et délicates manipulations de la potasse. La FIG. **27** provient d'une fibre traitée de cette façon; les épaississements de la strie transversale sont maintenus, mais ils sont moins prononcés que dans les figures précédentes.

Nous reviendrons sur l'action de cet acide en discutant les résultats obtenus par la méthode de l'or, dont il nous reste à parler.

Méthode de l'or.

C'est COHNHEIM (2) qui a eu l'heureuse idée d'appliquer le chlorure d'or comme réactif microchimique. Il l'a employé sur les muscles, et a reconnu la forte puissance de réduction que possède la substance musculaire. Plus

(1) J. B. CARNOY : *Biologie cellulaire*, p. 208.

(2) COHNHEIM : *Ueber die Endigung d. sens. Nerven*, etc.; Centralblatt f. d. med. Wissensch.. n° 26, 1866.

tard Krause (1) et Arndt (2) l'on employé pour les nerfs des muscles, sans remarquer dans ceux-ci la structure décrite quelque temps après par Gerlach (3). Dans un premier travail, ce dernier auteur constate, dans la substance contractile du muscle, l'existence de granulations placées irrégulièrement et se colorant en rouge par le chlorure d'or. C'est ce qu'on appelle communément : *les granulations de Gerlach* (Gerlach's Sprenkelung). Dans un mémoire ultérieur, il décrit ces granules comme reliés les uns aux autres par des filaments longitudinaux, formant ainsi des stries longitudinales rouges qui s'étendent à travers toute la fibre. Sur des coupes transversales, il voit les champs de Cohnheim incolores, et la substance intermédiaire (substance transparente de Cohnheim, substance interstitielle de Kölliker), colorée en rouge. De la comparaison de ces coupes, il conclut que les stries longitudinales ne sont que des épaississements linéaires de la substance unissante, ou, comme il l'appelle, de la substance *nerveuse*. Elle correspond à la substance isotrope de Brücke, *parce que* le cylindre-axe des nerfs est isotrope, et qu'il se colore par les sels d'or comme la substance unissante, avec laquelle il est d'ailleurs en continuation directe.

Thin (4)-et Biedermann (5) ont trouvé sur les coupes transversales un réseau analogue à celui décrit par Gerlach. Le premier le considère comme formé par des prolongements protoplasmatiques anastomosés des cellules centrales, et admet son existence, à des distances régulières, dans toute la longueur de la fibre. Pour Biedermann, au contraire, le réseau est la coupe optique d'une substance interfibrillaire, différant entièrement de la substance isotrope de Brücke.

Ranvier (6), critiquant les travaux de Gerlach, considère la substance nerveuse de celui-ci comme les manchons de protoplasme, dans lesquels sont contenus les cylindres primitifs et les fibrilles de la substance striée.

Retzius (7) et Bremer (8) admettent l'explication de Thin. Mais, entre

(1) Krause : *Die motorische Endplatten*, etc., 1869.

(2) Arndt : *Untersuchungen über die Endigung d. Nerven*, etc.; Schultze's Archiv, Bd. IX, 1872.

(3) Gerlach : *Das Verhaltniss d. Nerven zu d. willkürl. Muskeln d. Wirbelthiere*; Sitzungber. d. phys. med. Societät zu Erlangen; V. Heft, 1873. — *Ueber das Verhaltniss d. nervösen und contractilen Substanz d. quergestr. Muskels*; Schultze's archiv, Bd. XIII, 1876.

(4) Thin : *On the structure of muscular fibre*; Quaterly Journal of microsc. Science, 1876.

(5) Biedermann : *Zur Lehre vom Bau, d. quergestr. Muskelfaser*, 1876.

(6) Ranvier : *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, tome II, p. 264, 1876.

(7) Retzius : *Zur Kenntniss*... etc.; Biologische Untersuchungen, 1881.

(8) Bremer : *Ueber die Muskelspindeln*..., etc.; Schulze's archiv. Bd. XXII, 1883.

deux réseaux transversaux de THIN, ils admettent l'existence d'un réseau intermédiaire. De plus, ces réseaux superposés sont réunis les uns aux autres par de fines membranes verticales, d'après RETZIUS, par de simples filaments, d'après BREMER.

Le réseau transversal que THIN décrit, et qu'il identifie avec la membrane de KRAUSE, correspond au réseau de premier ordre de RETZIUS, et au réseau de second ordre de BREMER. Le réseau intermédiaire ou de second ordre de RETZIUS occupe l'emplacement de la strie de HENSEN; il diffère du premier par des épaississements plus délicats. Pour BREMER, les épaississements qui le constituent seraient, au contraire, plus volumineux; aussi l'appelle-t-il réseau de premier ordre.

Enfin BREMER décrit encore, au milieu de chaque champ de COHNHEIM, l'existence d'un point rouge relié à la périphérie du champ par des fins filaments. Le champ de COHNHEIM serait donc divisé en champs plus petits. Cette division serait indiquée sur les coupes longitudinales par de minces filaments, alternant avec les grosses stries longitudinales.

Ces auteurs ne disent rien sur la nature des substances qui constituent ce réticulum. BREMER se tait également sur la substance qui remplit les mailles, et RETZIUS se contente de dire que celles-ci sont occupées par le reste de la substance musculaire.

Dans un travail paru en 1885, ROLLETT (1) a obtenu, par la méthode de l'or, les mêmes figures que celles décrites par RETZIUS. Pour lui, la substance qui se colore en rouge est la substance unissante des colonnettes musculaires, ou sarcoplasme, tandis que la substance claire représente les colonnettes musculaires elles-mêmes.

Enfin MELLAND (2) a dessiné des figures identiques avec celles que nous allons décrire.

Méthodes. Nous avons suivi dans nos recherches la méthode de CIACCIO (3) et celle de RETZIUS (4).

On connaît la méthode de CIACCIO.

Jus de citron filtré, 5 minutes — laver à l'eau distillée.

Chlorure d'or et de cadmium 1 o/o, 1/2 h. dans l'obscurité (nous avons employé le chlorure d'or seul) — laver à l'eau distillée.

---

(1) ROLLETT : *Untersuchungen über den Bau...*, 1885.

(2) MELLAND : *A simplified view...*, The Quaterly Journal of microsc. Science. T. 24, 1885,

(3) CIACCIO : Note sur la terminaison des fibres nerveuses motrices dans les muscles striés de la torpille. Note lue, le 19 novembre 1882, devant l'Acad. des Sc. de Bologne. (Voir : journal de PELLETAN, t. 7, p. 38 et 39.)

(4) RETZIUS : *Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfaser;* Biologische Untersuchungen, p. 1-26, 1881.

Acide formique 1 o/o, 12 heures dans l'obscurité.

Acide formique 1 o/o, 12 h. à la lumière, puis 24 h. dans l'obscurité.

Remplacer l'eau par la glycérine de PRICE (nous avons usé de la liqueur de RIPART et PETIT).

Méthode de RETZIUS.

Solution de chlorure d'or, 1/2 à 1/5 o/o, 25 minutes.

Acide formique, 1 o/o, 10 à 20 heures.

Quoique plus longue et plus délicate, la première de ces méthodes nous a paru préférable; elle donne des résultats plus constants et plus sûrs, et des préparations plus belles et plus démonstratives.

La coloration par l'or ne réussit pas toujours; il nous serait impossible de dire pourquoi. Cependant si l'on suit rigoureusement toutes les prescriptions de la méthode de CIACCIO, on est presque toujours certain d'obtenir un résultat satisfaisant. Il est d'ailleurs aisé de voir si l'on a réussi. Le muscle, au sortir du dernier réactif. a-t-il une couleur rouge foncé, est-il raide et cassant, la réaction a eu lieu; s'il reste blanc ou ne présente qu'une coloration violette, la réaction a été nulle ou incomplète.

La grande fragilité du muscle n'a aucun inconvénient, au contraire; plus il sera dissocié, mieux on pourra pénétrer sa structure intime. Il n'est d'aucune importance de conserver la fibre musculaire intacte; sa constitution étant la même dans toute son étendue, l'organisation d'une partie de la fibre suffit pour nous faire connaître celle de la fibre entière.

Dissocions sur un slide un petit morceau de muscle. La chose est facile. Vu sa grande fragilité, il suffit de frapper sur la fibre avec le plat d'un scalpel, ou de l'écraser, en quelque sorte, pour la débiter en minces tronçons. La première chose qui frappe c'est la facilité avec laquelle la fibre a subi la division transversale. On ne rencontre pour ainsi dire que des disques se présentant sous toutes les faces; çà et là pourtant on trouve encore des morceaux conservés sur une certaine longueur, et qui nous permettront d'étudier l'aspect longitudinal de la fibre. Mais la division en disques ne s'est pas faite comme BOWMANN l'a indiqué, ni comme nous l'avons nous-même décrit sur les muscles fixés par l'eau bouillante et par l'alcool : nous avons dit que la séparation s'y faisait toujours à un endroit de la *bande claire*. Ici, au contraire, la division se fait dans la *bande obscure*, absolument comme ROLLETT l'a annoncé pour les muscles traités par les acides. Ce ne sont donc plus de véritables disques de BOWMANN, dans le sens que cet auteur y attachait. Il y a lieu de distinguer, comme

Rollett le fait très bien remarquer, plusieurs sortes de disques, suivant les parties qui les composent, mais surtout deux principales : l'une provenant de la division de la fibre dans la bande claire; l'autre de sa dislocation à un endroit de la bande obscure. Nous verrons dans le chapitre suivant à quoi est due cette différence d'action des divers réactifs.

Examinons d'abord les muscles qui ne sont pas complétement divisés en disques, et qui peuvent nous donner une idée de la structure longitudinale de la fibre. On n'y retrouve plus les bandes claires et les bandes obscures, si nettement indiquées sur la fibre vivante, ni les bàtonnets que nous avons représentés après l'action d'un réactif coagulant. L'élément musculaire présente maintenant sur un fond d'un rouge foncé uniforme, sur lequel on voit se détacher des lignes transversales plus sombres se répétant à des distances régulières, des filaments longitudinaux plus serrés, plus délicats, parallèles entre eux et à l'axe de la fibre, et s'étendant sur toute sa longueur. Il n'est pas difficile de s'orienter dans cette figure. L'endroit où doit se trouver la bande claire est indiqué par la strie transversale, et par la légère dépression que présente le sarcolemme à son niveau. D'ailleurs, nous l'avons vu déjà, et nous le démontrerons ex professo dans le chapitre suivant, cette strie est la *seule ligne transversale continue* qui existe dans le muscle. Il n'y a donc pas à s'y tromper : les lignes rouges que nous avons signalées sont bien les stries transversales. Elles sont formées par la juxtaposition de granulations assez volumineuses, et fortement colorées par le chlorure d'or. Brillantes et réfringentes lorsqu'on remonte la vis micrométrique, elles s'obscurcissent, en même temps qu'elles semblent se fusionner les unes avec les autres, pendant qu'on descend le tube du microscope. Nous avons vu plus haut l'interprétation de ce phénomène.

Ces granulations sont réunies les unes aux autres par une trabécule transversale, également teinte en rouge. L'ensemble de ces trabécules et des granulations forme la strie. C'est ce qu'on voit clairement sur les fig. **29**, **30**, **31** et **33**, dessinées dans une position du tube, telle que la surface seule du muscle se trouvait au foyer de l'objectif.

L'espace situé entre deux stries transversales correspond à la bande obscure; son aspect est très variable. On y rencontre toujours les filaments longitudinaux que nous avons déjà signalés sur la fibre vivante; de même que sur les figures précédentes, ils se terminent, aux deux extrémités de la bande obscure, dans une granulation de la strie transversale. Leur aspect et leur forme varient, non seulement dans deux fibres voisines, mais

aux divers endroits d'une même fibre. Il est difficile de rendre exactement par le dessin toutes les particularités que l'on peut y rencontrer. Nous avons essayé de reproduire, dans la FIG. 31, une des images que l'on rencontre le plus souvent; cependant cette figure ne saurait en donner qu'une idée vague et bien imparfaite. A côté d'une trabécule nettement limitée, fine et régulière, comme celles que l'on obtient après la digestion par la potasse, on en trouve d'autres, très épaissies, analogues aux bâtonnets qui forment la bande obscure dans les muscles fixés par l'alcool, et, entre ces deux formes extrêmes, on trouve toutes les intermédiaires. Ici le filament porte deux épaississements, là il est régulier et droit d'un côté, tandis que, de l'autre, il présente un épaississement allongé, comme si un bâtonnet préexistant avait été coupé en deux suivant sa longueur. Ailleurs encore l'épaississement est plus petit, et occupe soit le milieu, soit les extrémités, soit enfin un endroit quelconque de la trabécule longitudinale. On ne retrouve plus ici cette régularité mathématique que nous avons signalée sur les fibres fixées par l'alcool, et qui était telle que, de la forme et des particularités d'un seul bâtonnet, l'on pouvait conclure aux détails existant dans toute la largeur de la bande obscure. On n'observe pas davantage la régularité décrite et figurée par RETZIUS, et qui lui permettait de donner un nom spécial aux différents détails de la bande obscure. La seule chose qui persiste, ce sont les épaississements de la strie transversale, et la position régulière des filaments par rapport à ces granulations; tout le reste est variable.

A côté de ces figures, de loin les plus fréquentes, nous avons remarqué de temps en temps dans nos préparations des fibres analogues à celle de la FIG. 29. La strie transversale n'offre rien de particulier, mais la bande obscure est moins compliquée. Les filaments qui la traversent sont plus réguliers; c'est à peine si l'on trouve encore, par-ci par-là, une trabécule épaissie. Enfin, il arrive quelquefois de rencontrer, au milieu de fibres plus ou moins analogues à celles des deux FIG. 29 et 31, des éléments musculaires d'un aspect tout à fait particulier; toutes les trabécules longitudinales ont repris leur parfaite régularité; la FIG. 33 peut en donner une idée. A part la coloration, on ne saurait distinguer le réticulum de cette figure du réticulum obtenu par l'action de l'acide chlorhydrique, ou de la potasse, FIG. 22 et 23.

Comme le lecteur pourra facilement s'en convaincre, la différence entre les figures de RETZIUS et de BREMER, après l'application du chlorure d'or,

et les nôtres saute aux yeux; elle est plus frappante encore que celle qui existe entre nos propres figures, FIG. 29, 31 et 33. Au moment où nous faisions ces observations, nous ne savions à quoi attribuer cette différence. Fallait-il reconnaître à chaque fibre musculaire une structure spéciale, et, par suite, un mode particulier de réaction vis-à-vis du chlorure d'or; ou bien, ce qui nous paraissait peu probable, le sel d'or avait-il une action assez peu constante, pour produire sur deux fibres identiques, voisines l'une de l'autre, des effets si différents? Nous ne savions comment résoudre la difficulté, lorsque le travail récent de MELLAND(1), publié à la fin de 1885, nous tomba sous la main. Cet auteur avait aussi employé le chlorure d'or; ses résultats, très différents de ceux de RETZIUS, étaient assez semblables aux nôtres. Toutes ses fibres musculaires, au sortir du sel d'or, ressemblaient à celle que représente notre FIG. 33.

Cette coïncidence nous engagea à recommencer nos recherches, mais, cette fois, en appliquant rigoureusement les trois méthodes sur les muscles des pattes d'un seul et même arthropode.

Nos efforts furent couronnés de succès. Tandis que la méthode de MELLAND nous donnait les résultats annoncés et décrits par cet auteur, le procédé de CIACCIO reproduisait exactement nos figures et, en suivant toutes les prescriptions de la méthode de RETZIUS, nos images étaient calquées sur les siennes. Nous avons représenté deux de ces fibres dans les FIG. 28 et 30. Les gros bâtonnets du milieu de la bande obscure de la FIG. 28 ont un volume très variable. Lorsqu'ils sont petits, ils correspondent, croyons-nous, à la strie de 2e ordre de RETZIUS; quand ils sont volumineux, ils représentent le réseau de 1r ordre de BREMER. Mais ces éléments sont indépendants les uns des autres; ils ne sont pas réunis par une strie transversale, il ne saurait donc y avoir de réseau. Nous reviendrons plus tard sur cette question. La strie transversale avec ses épaississements occupe la place du réseau de 1r ordre de RETZIUS et du réseau de 2e ordre de BREMER, tandis que le réseau de 3e ordre de RETZIUS correspond aux disques accessoires.

C'était donc à la méthode suivie qu'il fallait rapporter toutes les différences. En faisant varier la durée d'action des différents réactifs employés dans le procédé de CIACCIO, nous sommes parvenu à reproduire tous les aspects obtenus par RETZIUS et MELLAND. Le jus de citron joue ici le rôle

(1) MELLAND : *A simplified view....* etc The quaterly Journ. of micr. Science. 1885.

principal : après un séjour de 5 minutes dans ce réactif, les figures obtenues sont comme nos FIG. 29 et 31. Si on y laisse le muscle plus longtemps, de 10 à 15 minutes, on obtient des images analogues à celles des figures de MELLAND, FIG. 33, et en supprimant l'action du jus de citron les fibres présentent les détails dessinés dans les FIG. 28 et 30. Ces modifications, introduites ainsi dans le procédé de CIACCIO, se retrouvent dans les méthodes de MELLAND et de RETZIUS, mais le premier emploie l'acide acétique qu'il laisse agir durant 15 minutes, tandis que RETZIUS met le chlorure d'or en contact avec des muscles *avant* ou *après* l'action de l'acide formique. Nous croyons qu'un grand nombre de ses figures proviennent de fibres traitées directement par le sel d'or, sans action préalable de l'acide formique.

Nous verrons dans le chapitre suivant quelle action ces acides exercent sur la fibre vivante, et de quelle façon il peut modifier les résultats fournis par la méthode de l'or.

En parcourant les préparations, on trouve des endroits plus instructifs encore. Ce sont ceux où la fibre a été dissociée suivant sa longueur et présente, ainsi que nous l'avons dessiné dans la FIG. 32, un seul plan de stries transversales et de filaments longitudinaux. Ces derniers ont une teinte rosée, et portent, çà et là, une petite granulation irrégulière et allongée, rougie par le chlorure d'or. La strie transversale est un peu plus épaisse. A l'endroit où les deux se rencontrent, il existe un léger épaississement. Le tout forme un réseau régulier à mailles allongées et vides. Ces figures sont remarquables à plus d'un titre. Elles montrent avec évidence la continuité des filaments longitudinaux à travers la bande obscure, leur rapport avec l'épaississement de la strie transversale, la continuité de celle ci d'un côté de la fibre à l'autre et, enfin, l'absence complète de filament transversal entre deux stries voisines. On peut aussi y voir clairement que ce sont des filaments, et non des membranes qui relient les stries entre elles, ainsi que le prétend à tort RETZIUS.

Il faut encore remarquer, sur cette figure, que les épaisissements des points de jonction des trabécules ne sont pas tous les mêmes : quelques-uns sont assez gros, la plupart sont petits; ceux-ci ont une teinte rosée, comme le réticulum lui-même; ceux-là sont d'un rouge foncé, comme les épaississements irréguliers de quelques-unes des trabécules. Nous verrons plus tard la cause de cette différence.

La strie transversale n'est pas toujours aussi régulière que nous venons de le décrire; parfois elle parait granuleuse; large au milieu de la fibre

et effilée vers les deux bords. D'autres fois on ne trouve pas *une* strie unique, mais deux rangées de granulations. Ce ne sont pas des disques accessoires, car, entre elles, on ne trouve pas la strie transversale. A quoi faut-il donc attribuer leur présence?

Nous verrons bientôt, en parlant des coupes transversales de la fibre, qu'au niveau de chaque strie il existe, dans toute l'épaisseur du muscle, des trabécules transversales reliant les filaments longitudinaux les uns aux autres dans toutes les directions. A ce niveau, il existe donc, à travers la fibre, une espèce de disque incomplet, placé perpendiculairement au grand axe du muscle. Si ce disque est bien vertical, parallèle à la direction des rayons lumineux, sa section optique sera une simple ligne : la strie transversale ordinaire. Mais s'il est légèrement incliné par rapport à l'axe du foyer, sa section optique deviendra une ellipse, et elle sera granuleuse à cause des épaississements qui la constituent. Supposons alors que les épaississements de la circonférence soient ou plus volumineux que ceux du centre, ou plus apparents, à cause de leur contact avec le sarcolemme; dans une certaine position du foyer, on pourra voir à la fois tous les épaississements de la circonférence du disque, qui feront ainsi l'effet de deux rangées de points.

Pour s'assurer que telle est bien la véritable explication de ces aspects, si inexplicables au premier abord, il suffit de faire jouer la vis micrométrique. En montant ou en descendant le tube du microscope, les deux rangées de points ne disparaissent jamais en même temps, l'une reste toujours plus longtemps visible que l'autre; ce fait prouve qu'elles n'occupent pas toutes deux le même niveau dans l'élément musculaire. D'ailleurs en examinant la strie transversale tout près du bord latéral de la fibre, on voit l'une rangée de points se continuer directement avec l'autre.

Coupes transversales.

Comme nous l'avons dit plus haut, la fibre musculaire s'est divisée en disques au sein de la bande obscure. Ces disques se présentent dans la préparation de toutes les façons. Les uns sont vus de profil; on aperçoit la strie transversale avec ses granulations auxquelles adhèrent quelques restes des filaments longitudinaux; nous avons dessiné une partie de l'un de ces disques dans la FIG. **34**. D'autres se trouvent à plat; c'est le plus grand nombre. Alors l'œil est frappé par l'apparition d'un carrelage magnifique, formé de champs triangulaires, quadrangulaires et pentagonaux circonscrits

par de fines lignes droites, analogue à celui que nous avons représenté dans la FIG. 21, mais plus net et plus beau. Ici toutes les trabécules ont à peu près la même épaisseur; on n'y voit pas ces filaments épaissis que nous avons décrits dans cette dernière figure, et qui semblait rayonner du centre à la périphérie. Ces trabécules ont une légère teinte rosée, qui contraste avec la coloration foncée des épaississements existant à leurs points de rencontre. Les épaississements ont toutes les formes. Presque toujours ils sont irréguliers et plus ou moins étoilés; leurs caractères dépendent du nombre de trabécules qui s'y rencontrent. Quelquefois on trouve une granulation isolée, placée au milieu d'une trabécule, et qui ne semble en rapport avec aucun des épaississements voisins; nous avons dessiné quelques-unes de ces granulations dans la FIG. 35*a*. En y regardant de plus près, on voit partir de ces points un fin filament qui se termine dans le milieu de la maille. Nous croyons que cette granulation est identique aux autres, seulement la trabécule qui en partait s'est déchirée pendant les manipulations. Les points d'épaississement sont plus foncés que les trabécules qui servent à les réunir; on observe pourtant entre eux des différences de teinte difficiles à rendre dans le dessin, mais qui méritent d'être signalées; nous en verrons l'explication dans le paragraphe suivant.

A côté de ces figures, on en trouve d'autres toutes différentes au premier abord. Au lieu de présenter les mailles que nous venons de décrire, le disque ne semble plus être qu'un groupe de points brillants, très rapprochés les uns des autres. Au commencement, ces figures ne nous semblaient présenter aucune difficulté. Elles nous paraissaient correspondre à celles décrites par la plupart des auteurs; les granulations n'étaient que la coupe des fibrilles précédentes.

Mais comment les concilier avec les images comme celle de la FIG. 35? En cherchant à résoudre cette difficulté, nous avons trouvé le disque représenté par la FIG. 36. Au centre de ce disque, les mailles du réticulum sont tellement serrées, les épaississements des points de jonction, arrondis et épaissis, sont si près les uns des autres, qu'on ne distingue presque plus les trabécules qui les relient. C'était bien là l'aspect des disques dont nous cherchions l'explication. Or, sur les bords de la figure 36, on remarque un réticulum, de touts points identique à celui de la FIG. 35. Et, en allant de la périphérie vers le centre, on trouve le passage insensible des deux aspects l'un dans l'autre. Les points brillants, qui ont été pris par un grand nombre d'auteurs pour la coupe des fibrilles, ne sont donc, dans le cas qui nous

occupe, que la coupe optique des épaississements du réseau transversal de la fibre; les trabécules y existent encore, mais elles sont dissimulées, à cause du volume et du nombre des épaississements.

Ce qui prouve que les FIG. 34 et 35 ne sont que deux aspects différents d'un même disque, suivant que celui-ci se présente de profil ou de face, c'est que, si l'on appuie légèrement avec la pointe du scalpel sur le couvre-objets, les éléments de la préparation se déplacent et, en roulant dans le liquide conservateur, présentent successivement l'aspect de ces deux figures. D'ailleurs les restes des filaments longitudinaux, encore visibles sur les granulations de la FIG. 34, se retrouvent sur le bord de la FIG. 36*a*, aux épaississements des points de rencontre.

II. ECREVISSE (*Astacus fluviatilis*).

Examen de la fibre vivante.

La fibre musculaire de l'écrevisse d'eau douce est très épaisse. L'observateur est tout d'abord frappé par l'existence d'une large bande de protoplasme granuleux, située entre la partie striée du muscle et son sarcolemme, et renfermant un grand nombre de noyaux volumineux, FIG. 37.

Sur le vivant, la fibre musculaire présente une succession régulière de bandes claires et de bandes obscures. Celles-ci, de même que dans les muscles du géotrupe, sont formées d'une substance hyaline et homogène, traversée par de fines lignes parallèles à l'axe de la fibre. Nous avons représenté, dans la FIG. 38, une partie de la FIG. 37, à un grossissement plus considérable. On y voit nettement les détails que nous venons d'indiquer. Tous les filaments longitudinaux ne sont pas d'égale épaisseur; on en voit qui sont plus épais que les autres, et s'étendent sans interruption sur une étendue de 10 à 12 stries. Ils traversent alors la bande claire, et passent par un épaississement de la strie transversale; la FIG. 37 présente deux filaments semblables.

Une ligne transversale noire, portant un épaississement au-dessus de chaque filament de la bande obscure, coupe la bande claire en deux. On ne voit pas d'union entre ces épaississements et les éléments figurés de la bande obscure, si ce n'est dans le cas indiqué, sur la FIG. 38.

L'aspect général de la bande claire varie, suivant qu'il existe ou qu'il n'existe pas de disque accessoire. S'il n'y en a pas, elle est étroite et irrégulière; elle disparait quand on relève le tube du microscope, et alors

on voit chaque granulation de la strie entourée d'une auréole claire. Tourne-t-on doucement la vis micrométrique, de manière à faire descendre le foyer, toutes ces auréoles se fusionnent et donnent naissance, de chaque côté de la strie, à un liséré brillant. Au contraire, s'il y a des disques accessoires, la bande claire est plus haute, et son aspect est intermédiaire entre le fond mat de la bande voisine et le liséré clair dont nous venons de parler. Ces disques, analogues pour la structure à ceux des muscles du géotrupe, forment avec la strie qui les sépare, un tout continu, dans lequel on distingue à peine un mince liséré séparant la strie des disques, FIG. 39. Les phénomènes que nous avons décrits pour les épaississements de la strie transversale, pendant le jeu de la vis, se reproduisent pour la strie et les disques. Dans la position relevée du tube, chaque élément du disque, comme chaque granulation de la strie, est entouré d'une auréole; en descendant le tube, la fusion de ces auréoles produit le fond de la bande claire.

Les granulations de la strie sont généralement sphériques; elles peuvent être plus ou moins volumineuses.

Lorsqu'on ajoute à la préparation une goutte de la liqueur de RIPART et PETIT, les filaments longitudinaux s'épaississent insensiblement et forment de véritables bâtonnets, FIG. 40.

Alcool. L'alcool agit sur les muscles de l'écrevisse, comme sur ceux du géotrupe. Il transforme la bande obscure continue de la fibre vivante en une bande réfringente, manifestement formée par la juxtaposition de bâtonnets fusiformes, à extrémités arrondies et à corps cylindrique. Ces bâtonnets peuvent être homogènes, présenter un épaississement médian ou terminal, ou les deux à la fois; ils produisent dans la bande obscure toutes les particularités que nous avons décrites sur les muscles du géotrupe.

La bande claire est assez haute, et la strie transversale nettement visible; les épaississements s'effilent doucement, en haut et en bas, pour se continuer, à l'aide d'une courte trabécule, avec l'extrémité du bâtonnet voisin.

Tous ces détails se voient sur les FIG. 41 à 45. Ils ressortent avec plus d'évidence encore après la coloration par la fuchsine, le carmin de MAYER, l'hématoxyline, le bleu de méthyle, etc. Les bâtonnets et les épaississements seuls sont sensibles à l'action de ces matières colorantes.

Acide chromique. — Bichromate d'ammoniaque. Nous avons fait usage, pour les muscles de l'*Astacus*, de deux autres réatifs fixateurs : le bichromate d'ammoniaque à 2 o/o et l'acide chromique à 5 o/oo.

Méthode. Nous laissons le muscle séjourner pendant un temps variable, de 8 à 10 jours, dans ces réactifs; il est ensuite lavé, dissocié et monté en préparation permanente, dans une goutte de la liqueur de RIPART et PETIT, ou dans un peu de glycérine pure ou de glycérine benzoatée. (1)

Les préparations, ainsi obtenues, sont analogues à celles fournies par l'alcool, mais elles surpassent ces dernières en clarté et en beauté. Le muscle se divise avec une facilité remarquable en fibrilles : ce qui permet de pénétrer plus aisément dans sa structure interne, et dispense de recourir aux coupes microtomiques, tout en écartant les jeux de lumière qui doivent nécessairement se produire.

Les bandes obscures sont brillantes, réfringentes et légèrement jaunâtres; on les distingue donc plus facilement; les bandes claires, plus étroites, sont traversées par la strie transversale. Les épaississements sont également brillants et jaunâtres.

Les bâtonnets sont volumineux, et nettement limités. Leur forme est extrêmement variable; c'est assez dire que la bande obscure, prise dans son ensemble, offrira des variations nombreuses. Dans une seule et même préparation, on peut saisir des différences de détail considérables sur des fibres placées l'une contre l'autre.

On peut dire que l'aspect des bandes varie avec la distance qui sépare deux stries, c'est-à-dire avec la hauteur du segment musculaire. Les FIG. **46**, **47** et **48** ont des bâtonnets homogènes, variant de longueur et d'épaisseur. L'élément de la bande obscure présente parfois, à sa partie médiane, un point plus brillant que le reste, comme cela est indiqué dans les FIG. **49** et **50**. L'épaississement peut se faire aux extrémités du bâtonnet, FIG. **53**, ou bien à la fois à ses parties médiane et terminales, FIG. **51**. Dans ce dernier cas, la partie qui relie les divers épaississements est plus ou moins épaisse : les FIG. **51** et **52** en font foi. Nous avons décrit ces mêmes particularités pour les muscles du géotrupe, et nous avons vu quels aspects elles donnent à la bande obscure.

La présence du disque accessoire n'influe pas sur ces détails de la bande obscure. Dans la FIG. **55**, nous trouvons, à côté du disque accessoire, une bande formée de bâtonnets homogènes. Nous aurions pu représenter toutes les particularités de la bande obscure, dont nous venons de parler, sur des fibres musculaires pourvues de disques accessoires.

(1) GILSON : *Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes;* La Cellule, t. II, p. 87.

Pour faire mieux saisir la grande variété qui peut exister dans la forme du bâtonnet, nous avons reproduit la FIG. 54 à un grossissement considérable (1/18, 4).

Chaque bâtonnet y est divisé en cinq parties distinctes; celle du milieu est la plus épaisse. A première vue, et abstraction faite du grossissement, on pourrait prendre la rangée des épaississements médians pour une véritable strie transversale; la bande obscure serait alors divisée en deux, par suite de la division de chaque bâtonnet, comme nous en avons vu un exemple sur les muscles du géotrupe, FIG. 12. Mais cette illusion ne saurait persister, car la différence qui existe entre la strie transversale véritable et cette bande médiane est trop évidente. Tandis que les épaississements qui constituent cette dernière sont nettement limités, indépendants les uns des autres, on voit dans la strie transversale une ligne noire passer au milieu des granulations, et les réunir les unes aux autres. La bande obscure, résultant de la fusion apparente ou réelle de bâtonnets ainsi constitués, présentera donc cinq bandes plus petites. En relevant le tube du microscope, elles paraissent claires, celle du milieu étant plus brillante que les autres; l'espace qui les sépare est obscur. A mesure qu'on descend le foyer de la lentille, l'aspect des bandes change; on trouve maintenant cinq bandes obscures, séparées par quatre espaces clairs.

Digestion artificielle.

1° Alcool absolu, 12 à 15 heures; — potasse à 1 o/o, 10 à 15 minutes.

Cette méthode donne les mêmes résultats que pour les muscles du géotrupe; après son emploi, la fibre musculaire de l'*Astacus* ne présente plus qu'un réticulum délicat, à mailles allongées, dont nous avons représenté un bel exemple dans la FIG. 56. Cependant ces résultats sont moins constants, et les préparations sont moins démonstratives que sur les muscles du géotrupe. Nous pensons devoir l'attribuer à la délicatesse des trabécules, ainsi qu'à la grande richesse de ces fibres en myosine. Celle-ci, en se gonflant sous l'action du réactif, brise inévitablement la plus grande partie des filaments.

Nous avons cherché à remédier à cet inconvénient en employant d'autres procédés. Nous avons obtenu d'excellents résultats par l'usage des liquides digestifs artificiels, et par la méthode de DANILEWSKY.

Liquides digestifs artificiels.

Voici comment nous avons procédé. Un muscle, pris sur l'animal vivant, est dissocié rapidement sur un slide; on y ajoute quelques gouttes du liquide digestif artificiel, et l'on maintient la pièce, pendant 3 à 4 heures, ou même davantage, à une température de 38 à 42 degrés centigrades. On lave ensuite à l'eau distillée, soigneusement, jusqu'à ce que toute trace de glycérine ait disparu; cette opération est longue et très délicate, mais indispensable pour obtenir de bons résultats. Le lavage opéré, on fixe les fibres musculaires par les vapeurs d'acide osmique, et l'on monte la préparation dans un liquide conservateur. La glycérine n'est pas recommandable, les détails des fibres sont trop délicats et disparaissent dans ce milieu réfringent. Nous nous servons toujours, avec succès, de la liqueur de Ripart et Petit, soit seule, soit additionnée d'une goutte de matière colorante; de cette façon, les détails sont plus apparents.

Cette méthode nous a parfaitement réussi, pour dégager entièrement le réticulum. Les fibres musculaires ainsi traitées donnent des images en tout semblables à celles obtenues par les autres procédés sur les muscles du *Geotrupes*, et elles sont beaucoup mieux conservées que celles de l'*Astacus* après le traitement par la potasse.

La fig. **57** représente une partie d'une fibre musculaire ainsi digérée. A gauche, se voit la large bande de protoplasme, dont nous avons signalé l'existence sur les fibres de l'*Astacus*. Ce protoplasme est moins granuleux, plus éclairci que celui de la fig. **37**; on y voit des traces du réticulum plasmatique ordinaire. Il renferme deux gros noyaux, un peu plus clairs aussi que ceux de la fig. **37**; les anses du filament nucléinien, pelotonné dans leur intérieur, sont nettement visibles. A droite de la figure, apparaît le réticulum musculaire. La strie transversale porte ses épaississements habituels; les trabécules longitudinales, fines et régulières, parallèles les unes aux autres, occupent toute la longueur de la fibre, en passant par les épaississements des stries. Ce réticulum central est enveloppé, comme d'un manchon, par la bande de protoplasme, recouverte du sarcolemme. Nous n'avons pu saisir de rapport direct entre le réticulum plasmatique et le réticulum musculaire. Nous nous réservons de traiter ce sujet dans un travail ultérieur.

Cette fibre présente encore deux particularités. En *a*, l'on distingue une fibrille plus épaisse que toutes les autres; elle correspond à celles que nous avons déjà signalées sur les fibres vivantes, fig. **2**, **4** et **37**, et qui seules traversaient les espaces clairs voisins de la strie tranversale.

Le détail dessiné en *b* est plus intéressant, bien qu'il ne soit pas très rare ; il serait impossible en effet, de parcourir une préparation sans le rencontrer, et Schäfer y a déjà eu recours pour combattre l'assertion de Krause, et prouver que la strie transversale ne pouvait être considérée comme la section optique d'une membrane. Mais, sur un muscle digéré, il est possible de rechercher à quel détail de structure il faut rapporter cette particularité.

Nous avons souvent remarqué, en examinant les fibres vivantes, que les bandes ne se correspondaient pas sur toute la largeur de la fibre. Les bandes obscures d'un côté de la fibre se trouvent au même niveau que les bandes claires de l'autre, de telle façon que, si l'on prolongeait les stries transversales de la première moitié, elles viendraient couper en deux les bandes obscures de la seconde. Cette inversion de la striation a lieu brusquement ; une simple ligne en zigzag sert de limite, et c'est aux angles proéminents de cette ligne que viennent se terminer les stries transversales. On dirait que chaque strie, arrivée en cet endroit, se divise en deux moitiés divergentes, qui vont se réunir avec les moitiés correspondantes de la strie voisine, et réformer une nouvelle strie. Telle n'est pas cependant la véritable cause de ce phénomène ; cela saute aux yeux quand on examine la fig. 57. Malgré que la substance matte et homogène des bandes obscures y ait été digérée, l'effet persiste. On ne peut donc l'attribuer qu'au réticulum musculaire lui-même. A la partie inférieure de cette figure, on voit la strie présenter une simple déviation dans sa direction et, à mesure qu'on observe les stries voisines, cette déviation s'accentue. En même temps, la trabécule longitudinale reliant, au niveau *b* de la fibre, les stries les unes aux autres, s'épaissit et s'incline légèrement. Elle présente bientôt l'épaisseur de la strie elle-même, et forme ainsi, avec les parties obliques des stries véritables, la ligne en zigzag dont nous parlons. Une légère déviation dans la direction des stries transversales, l'épaississement d'une trabécule longitudinale, telle est donc l'origine de cet aspect particulier de la striation.

Le réticulum représenté par la fig. 58 provient d'une fibre traitée de la même façon que la précédente. Les mailles en sont plus larges et moins hautes ; leur direction oblique indique que cette fibre a été tiraillée pendant les manipulations.

Par cette méthode, la fibre musculaire subit aussi très facilement la division transversale en disques. Nous avons reproduit, dans la fig. 59, une portion de la fig. 60, dessinée à un plus fort grossissement. Nous y

retrouvons, avec des caractères particuliers toutefois, le réseau transversal décrit chez le géotrupe. La bande de protoplasme granuleux manque dans les fibres de la FIG 60; les noyaux sont situés sous le sarcolemme; pour être fréquente, l'existence de ce manchon n'est donc pas un fait constant.

Les liquides digestifs artificiels dissolvent lentement la myosine et les autres albuminoïdes qui entrent dans la constitution de la substance matte et homogène de la bande obscure; la fibre ne subit pas de gonflement sous leur action, aussi les trabécules sont-elles dans un état de parfaite intégrité. Mais cette méthode n'est pas des plus commodes. Les muscles plongés dans le liquide digestif ne cèdent que difficilement la glycérine qui les imprègne; il faut les laver longtemps et, pendant cette opération, les trabécules, minces et délicates, sont sujettes à se briser.

Méthode de Danilewsky (1). Cette méthode, appropriée à notre but, est, au contraire, des plus faciles. Le muscle, légèrement dissocié, est mis dans un verre rempli *d'acide chlorhydrique* à 1 0/0; de temps en temps, on agite le liquide avec une baguette en verre. Après 6 à 10 heures, on décante le liquide acide et on le remplace par de l'eau distillée. On répète cette opération 4 ou 5 fois pour faire disparaître toute trace d'acide. On retire alors prudemment, à l'aide d'une palette, les fibres flottant dans l'eau; on les fixe par les vapeurs d'acide osmique, et on les conserve dans la liqueur de RIPART et PETIT.

---

(1) DANILEWSKY : *Ueber die Abhängigkeit d. Contractionsart d. Muskeln von den Mengenverhaltnissen einiger ihrer Bestandtheile*; Zeitschr. f. phys. Chemie, 1883, Bd. VII, pp. 124 à 160.

DANILEWSKY cherche à prouver que le mode de contraction du muscle dépend de la masse *relative* de certains de ses éléments constituants, notamment de la *myosine* et de ce qu'il appelle le « *Bündelgerüst* » ou de la substance qui sert d'échafaudage à la fibre. Nous aurons l'ocasion de revenir sur ce travail, qui semble être passé inaperçu, et qui renferme cependant des indications précieuses pour l'analyse intime du muscle.

Pour établir la quantité relative de ces deux substances, DANILEWSKY a dû les séparer et les isoler comme telles; il a employé à cet effet l'acide chlorhydrique très dilué et le chlorhydrate d'ammoniaque, à divers degrés de concentration.

L'acide chlorhydrique, même dilué, ne dissout pas seulement la myosine. Employé en excès, ou à une température dépassant quelque peu les 20 degrés, il la transforme en syntonine; en outre, il enlève encore d'autres albuminoïdes et les modifier en produits analogues aux syntonines. DANILEWSKY, pour faire ses déterminations, devait isoler la myosine, et il a dû se mettre en garde contre toutes ces causes d'erreur. C'est pour ce motif que la méthode qu'il a décrite est longue et délicate. Mais pour nous, qui n'avons d'autre but que d'écarter la myosine, sans nous en occuper davantage, il importe peu qu'elle disparaisse comme telle, ou qu'elle soit modifiée d'une façon quelconque, pourvu que, sous sa nouvelle forme, elle ne soit pas insoluble dans l'acide chlorhydrique. Ce qui est un inconvénient pour le but que DANILEWSKY voulait atteindre, est un avantage à notre point de vue, car, ce n'est pas seulement la myosine que nous voulons enlever, mais *tous les albuminoïdes* qui se trouvent dans l'enchylème musculaire.

La FIG. 61 provient d'une fibre traitée suivant ces indications. Les trabécules longitudinales sont fines et régulières, les épaississements de la strie sont assez volumineux et, comme ils sont d'ailleurs fort serrés, la strie ressemble à une bande épaisse. Les noyaux sont encore intacts, du moins en ce qui concerne la nucléine; ils sont plongés dans un protoplasme très éclairci, où l'on distingue nettement les mailles du réseau plastinien. Le sarcolemme est également maintenu.

Le liquide, après avoir été neutralisé par la potasse très diluée, a donné un précipité floconneux et assez abondant, formé, d'après les analyses de DANILEWSKY, de myosine et d'autres albuminoïdes.

Le procédé au *chlorhydrate d'ammoniaque* ne nous a pas donné, du moins avec les muscles de l'*Astacus fluviatilis*, des résultats aussi nets. Après un séjour de 48 heures dans une solution à 5 o/o, puis de 4 à 5 jours dans une solution à 13 o/o, il nous a semblé que la dissolution de la myosine n'était pas fort avancée. Cependant si le résultat n'a pas été satisfaisant pour la partie striée du muscle, il n'en a pas été de même pour la bande de protoplasme qui l'entoure. En mettant au point la surface de la fibre, on trouve, sous le sarcolemme, un réticulum à mailles assez variables de forme et de dimensions, dont les trabécules sont assez puissantes pour être aperçues facilement avec l'objectif DD et l'occulaire 4 de ZEISS. Ce fait indique que le réactif a digéré l'enchylème qui s'y trouvait. Nous n'avons pas essayé l'emploi du chlorhydrate d'ammoniaque sur d'autres muscles, l'acide chlorhydrique répondant entièrement à ce que nous avions cherché.

Nous avons représenté, dans la FIG. 62, une partie du réticulum situé sous le sarcolemme. Les trois endroits, laissés en blanc, marquent l'emplacement des noyaux; leur membrane seule a résisté, tout le reste a été dissous par la solution alcaline.

III. DYTIQUE, (*Dytiscus marginalis*).

Examen du muscle à l'état vivant. Les muscles du dytique présentent un aspect particulier. Tandis que, dans les fibres précédentes, les noyaux se trouvaient éparpillés et rejetés entre la partie striée et le sarcolemme, chez le dytique, les noyaux se trouvent au centre même de la fibre musculaire. Ils sont superposés les uns aux autres, en formant, soit une seule colonne centrale, quand la fibre n'est pas trop épaisse FIG. 64, soit deux ou trois rangées, si le diamètre du muscle est plus considérable FIG. 63. Ils sont quelquefois tellement serrés, que l'on trouve des trainées de noyaux

isolées dans la préparation, après la dissociation d'une fibre. Ces noyaux sont entourés d'une petite masse de protoplasme présentant, sur une coupe transversale, une forme irrégulière et étoilée. Quand il existe dans la fibre deux ou trois rangées de noyaux, les prolongements protoplasmatiques se rencontrent et s'anastomosent, comme dans la FIG. 79.

La partie striée du muscle présente l'aspect ordinaire. Le fond mat et homogène de la fibre est traversé, à des distances régulières, par une ligne ponctuée se terminant contre le sarcolemme; c'est la strie transversale. Elle est obscure lorsqu'on descend le tube du microscope, claire lorsqu'on le relève; elle forme à elle seule toute la bande claire. Elle est simple, et les épaississements qu'elle porte sont assez volumineux FIG. 63, ou bien elle est bordée en haut et en bas par une rangée de granulations et, alors, ses épaississements propres sont généralement peu visibles FIG. 64. Si, dans ce cas, on relève fortement le tube du microscope, pour ne mettre au foyer que la surface de la fibre, la strie transversale disparaît; on ne voit plus, entre les deux disques accessoires, qu'un espace linéaire brillant. On prendrait alors facilement pour la strie transversale les deux rangées de granulations réunies par une substance claire. C'est, sans doute, une illusion de ce genre qui a amené MERKEL et SACHS à distinguer, dans la membrane basale de KRAUSE (notre strie transversale), deux disques terminaux (*Endscheiben de Merkel, Endplatten de Sachs*), unis par une couche de substance unissante. En descendant le foyer de la lentille, ou en examinant les bords de la fibre, on retrouve aisément la strie transversale entre les deux disques accessoires.

Les granulations de tous les disques accessoires se correspondent mathématiquement. La bande obscure présente l'aspect ordinaire. Les trabécules longitudinales qui la traversent correspondent exactement aux éléments des disques accessoires, ou aux épaississements de la strie transversale. Quelquefois cette bande présente, en son milieu, une ligne plus foncée, formée de granulations juxtaposées, comme celles de la strie, mais ces granules ne sont jamais réunis par des trabécules, pour former une ligne transversale continue, FIG. 63.

Alcool; — acide chromique; — bichromate de potassium à 2 o/o et bichromate d'ammoniaque. Ces réactifs fixateurs et coagulants donnent les mêmes résultats que sur les muscles d'*Astacus* et de *Geotrupes*. Un coup d'œil jeté sur les FIG. 65 à 74 fera comprendre, mieux qu'une longue description, l'infinie variété de détails que l'on peut y rencontrer.

Nous croyons utile d'appeler l'attention du lecteur sur l'aspect que présentent les muscles, analogues à ceux des FIG. **67** et **70**, dans une certaine position du foyer. L'extrémité des bâtonnets de la bande obscure y est plus épaisse que leur corps même, de sorte qu'en relevant fortement le tube du microscope la partie médiane de ces éléments n'est plus visible, alors que les parties terminales le sont encore; elles pourraient alors être prises pour les éléments d'un disque accessoire. Il suffit de descendre doucement le tube du microscope, pour dissiper toute erreur; ces prétendus disques sont en continuation directe avec les bâtonnets, ils appartiennent donc à ces éléments.

Digestions.

Méthode de la potasse. Les fibres musculaires, traitées par ce dissolvant, présentent un réticulum admirable de régularité et de beauté. Les stries transversales portent des épaississements, variables de forme et de volume, aux points de rencontre avec les trabécules longitudinales, FIG. **75**, **76** et **77**. Celles-ci ne sont plus régulières, comme dans les muscles de *Geotrupes* et d'*Astacus*. Vers le milieu de leur hauteur, à l'endroit qui, sur la fibre vivante, correspond au milieu de la bande obscure, elles présentent généralement un épaississement allongé et fusiforme, qui pourrait faire croire à l'existence d'une strie médiane. C'est cette strie que nous avons mentionnée, au milieu de la bande obscure, sur la fibre vivante, et qui est dessinée dans la FIG. **63**; on se rappelle que nous avons déjà pu, alors, y constater l'indépendance latérale des épaississements qui la constituent. C'est surtout sur les muscles digérés qu'on voit nettement l'absence complète de trabécules transversales à ce niveau, et la différence profonde qui existe entre ces épaississements et ceux de la strie transversale; cette différence ressort clairement des FIG. **75**, **76** et **77**. Les épaississements médians de la trabécule peuvent varier d'une fibre à l'autre, mais ils sont identiques sur les trabécules d'un même muscle. Ils peuvent aussi manquer; la trabécule est alors régulière FIG. **78**, mais cela est moins fréquent.

Méthode de Danilewsky. Elle donne les mêmes résultats, à la différence que les noyaux sont conservés, et que la fibre se divise plus facilement en disques. La raison de cette division est facile à comprendre; dans la méthode de DANILEWSKY, les trabécules, non fixées, sont plus délicates et se rompent plus facilement.

La FIG. 79 représente un de ces disques renversés. A l'intérieur du dessin, on trouve trois figures étoilées, formées chacune d'une partie centrale épaisse d'où partent deux ou trois prolongements. Ces figures marquent l'emplacement des noyaux, avec la masse de protoplasme ordinaire qui les entoure. Les prolongements protoplasmatiques sont si minces et si délicats que nous avons dû les représenter par une simple ligne.

Les auteurs ont donné le nom de *corpuscules musculaires* aux noyaux du muscle, entourés de leur portion protoplasmatique. Les prolongements de deux corpuscules voisins se rencontrent souvent, et s'anastomosent. Entre la colonne centrale, ainsi constituée, et le sarcolemme qui forme la limite externe de la fibre, s'étend un réseau très délicat. Les trabécules partent, en rayonnant vers la périphérie, soit du protoplasme en contact immédiat avec les noyaux, soit des prolongements protoplasmatiques. Les unes vont directement au sarcolemme; d'autres se divisent et se subdivisent pendant leur marche; aux endroits où elles se bifurquent, elles présentent un léger épaississement. Il peut arriver aussi que deux ou plusieurs trabécules, parties du centre, se réunissent à un endroit quelconque de leur trajet; il s'y forme un épaississement plus ou moins volumineux, duquel s'élancent, vers la périphérie, de nouvelles trabécules, en nombre variable. Nous avons dit que plusieurs trabécules arrivent au sarcolemme, sans avoir subi ni bifurcation, ni anastomose; néanmoins on rencontre, sur leur parcours, un ou deux épaississements, situés presque au même niveau que les granulations des trabécules voisines. A un examen plus attentif, on aperçoit un fin filament traversant, à cet endroit, l'espace qui les sépare, et allant se terminer dans les épaississements. C'est là un détail qui a échappé à RETZIUS; c'est pourquoi le réseau qu'il représente dans ses figures, par exemple dans sa FIG. 1, est incomplet. Toutes les trabécules se terminent contre le sarcolemme dans un léger épaississement.

L'ensemble de la FIG. 79 forme un réseau semblable à celui des muscles du géotrupe et de l'écrevisse, mais dont les mailles ont une forme allongée, et semblent rayonner autour des corpuscules musculaires qui occupent le centre de la figure.

Tous ces détails se voient, avec plus de netteté encore, sur la FIG. 80, qui reproduit une partie d'un disque semblable, dessinée à un plus fort grossissement.

Méthode de l'or. L'application du chlorure d'or, d'après le procédé de CIACCIO, sur les muscles de dytique donne les mêmes résultats que sur

ceux du géotrupe, abstraction faite de la forme particulière du réseau. On obtient la FIG. 79, les trabécules ont pris une teinte rougeâtre et les granulations, colorées en rouge foncé, ressortent davantage. Nous avons représenté, dans les FIG. 83 et 84, un coin de deux disques transversaux qui avaient été tiraillés pendant les manipulations. Le réseau a perdu la régularité de la FIG. 79, mais il laisse voir, par contre, l'abondance des trabécules transversales qui étaient invisibles dans cette figure.

La FIG. 81 provient d'un muscle traité d'après la méthode de CIACCIO. Les bandes obscures sont extrêmement réduites, et contrastent avec les gros éléments qui constituent cette bande dans la FIG. 82; cette dernière a été obtenue par la méthode de RETZIUS. Nous verrons bientôt la cause d'une différence si frappante.

IV. HANNETON (*Melolontha vulgaris*).

Examen du muscle à l'état vivant.

Les muscles du hanneton se distinguent de tous ceux que nous avons décrits jusqu'ici, par la présence presque constante de disques accessoires, qui impriment à la bande claire un aspect particulier. Au lieu d'une strie transversale ponctuée, on y trouve trois rangées de granulations formant une véritable bande granuleuse, qui traverse le fond mat et homogène de la fibre, à des distances régulières. Ces granulations présentent mille variétés dans leur forme et leur volume; le lecteur peut en juger par les FIG. 85, 86 et 87.

Cependant les disques accessoires font parfois défaut, FIG. 88.

La bande obscure présente son aspect ordinaire.

Alcool, acide chromique, Bichromate d'ammoniaque, etc.

Les FIG. 89 à 95 représentent tous les détails que nous avons remarqués, après l'application de ces réactifs. Les éléments du disque accessoire sont plus ou moins volumineux, FIG. 90, 92, 93, 94, 95; ils manquent quelquefois, FIG. 89 et 91. Les bâtonnets de la bande obscure, nettement limités, sont homogènes et fusiformes FIG. 89, 90, 93, 94, ou présentent un commencement de division FIG. 91, ou enfin sont formés de deux tronçons, réunis par la trabécule FIG. 95. On peut aussi observer la fusion de tous les bâtonnets en une bande homogène et continue, dont les bords crénelés sont les seuls indices de sa constitution primitive, FIG. 92.

Sous l'action du bichromate d'ammoniaque, les bâtonnets sont plus volumineux qu'après l'action de l'alcool, et la fibre subit plus facilement la division en disques, FIG. 94.

Dans la FIG. 96 nous avons reproduit l'aspect d'un disque, formé exclusivement des éléments de la bande obscure, et tombé à plat dans la préparation ; on y voit la coupe optique de ses bâtonnets.

Digestions. La digestion par la potasse, après fixation par l'alcool, nous a donné deux types de réticulum, représentés dans les FIG. 97 et 98.

V. HYDROPHILE (*Hydrophylus piceus*).

L'examen du muscle vivant ne révèle rien de particulier; les filaments longitudinaux de la bande obscure correspondent aux épaississements de la strie. Les noyaux sont éparpillés sous le sarcolemme, FIG. 99.

L'alcool, l'acide chromique et les autres réactifs coagulants donnent les mêmes résultats qu'avec les muscles précédents : les FIG. 100 à 106 en font foi.

L'acide chlorhydrique à 1 0/0, après une action de 10 heures, enlève tous les albuminoïdes et ne laisse qu'un réticulum dont les FIG. 107 et 108 montrent la régularité et la netteté. Nous avons trouvé, dans ces préparations, un grand nombre de fibres dont la partie striée, après s'être divisée en disques, s'était séparée du sarcolemme. On voyait clairement sur cette membrane les traces de l'insertion ou de l'accolement des stries transversales, FIG. 108.

L'emploi du chlorure d'or, d'après les indications de CIACCIO, donne des résultats identiques à ceux qui ont été signalés antérieurement, FIG. 109 et 110.

VI. AUTRES ARTHROPODES.

Nous avons soumis à l'étude les fibres musculaires des pattes d'un grand nombre d'arthropodes, et, à part quelques détails, nous avons rencontré partout la même constitution fondamentale, tant à l'état frais qu'après l'action des différents réactifs fixateurs, coagulants ou digestifs.

La description détaillée des images obtenues par ces différentes méthodes, sur les animaux les plus divers, nous forcerait à des redites continuelles. Nous croyons pouvoir nous contenter de renvoyer le lecteur aux figures qui suivent.

Dans la classe des *Insectes* nous avons étudié avec soin les muscles des pattes de l'*Hydrometra palustris*, FIG. 111 à 113; ceux d'une *Musca*, FIG. 114 a 116, de la *Gryllotalpa vulgaris* FIG. 117 à 119, de la *Vannessa*

polychloros, FIG. **120** et **121** et les muscles segmentaires des larves de hanneton, FIG. **122** à **125**.

Parmi les *Arachnides*, le *Scorpio occitanus* et la *Tegenaria atrica* nous ont servi de types. Comme les FIG. **126** à **131** le prouvent, les muscles de la *Tegenaria* se rapprochent beaucoup de ceux du *Dytiscus*. Nous n'avons pas représenté de coupe transversale, parce qu'elle était identique à celle de la FIG. **79**.

Les *Lithobius* et les *Geophilus* nous ont servi dans l'étude des muscles des *Myriapodes*. Leur constitution est identique à celle des muscles des autres arthropodes, comme cela ressort clairement des FIG. **132** à **134**, tirées de la lithobie, et des FIG. **135** à **137**, prises sur le géophyle.

Chez les *Crustacés*, outre les muscles de l'*Astacus fluviatilis*, dont nous avons décrit plus haut la constitution, nous avons étudié plus spécialement ceux d'un copépode parasite sur les branchies de l'esturgeon : le *Dichelestium sturionis*, et ceux d'un phyllopode : l'*Apus cancriformis*. Les FIG. **138** à **141** qui ont rapport au premier, et la FIG. **142** qui a rapport au second ont été prises sur des muscles fixés par l'alcool. A l'époque, où nous avons receuilli ces animaux, nous n'avions pas encore essayé les digestions artificielles; depuis lors, nous ne les avons plus retrouvés vivants. Il nous a donc été impossible de mettre en toute évidence, sur ces fibres, l'existence du réticulum plastinien, comme sur les autres muscles; mais la comparaison des figures obtenues par l'alcool avec les figures correspondantes de l'*Astacus* nous autorise à identifier leur structure avec celle des autres arthropodes.

Examen à la lumière polarisée.

Ce fut BOECK (1) qui, le premier, employa, en 1839, le microscope polarisant pour l'examen des tissus animaux et végétaux. Il montra que des détails importants de structure pouvaient être décelés par cette méthode d'observation.

Plus tard, BRÜCKE (2) l'appliqua à l'étude de la structure intime de la fibre musculaire striée. Il trouva que ses stries se comportent différemment à la lumière polarisée. Cette différence dans les propriétés optiques,

(1) BOECK : Verhandl. d. Skandinav. Naturforscher. In Götheborg, 1839 und Copenhagen, 1840, p. 107, n° 303. (Archives de MÜLLER, 1884).

(2) BRÜCKE : *Untersuchungen über den Bau, d. Muskelfasern mit Hülfe des polarisirten Lichtes angestellt*; Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. XV, p. 69, 1858.

il l'attribua à une différence correspondante dans la nature des éléments constituants. Il en conclut que la fibre musculaire striée est formée par des disques alternants, de deux substances différentes : l'une obscure à la lumière ordinaire, biréfringente et anisotrope à la lumière polarisée; l'autre monoréfringente et isotrope. Celle-ci forme les bandes claires qui séparent les bandes obscures. Partisan de la théorie de Bowman sur la structure organique de la fibre musculaire, il considéra les éléments charnus comme biréfringents, et la substance unissante comme monoréfringente. Mais il soutint, en outre, que les *sarcous elements* de Bowman étaient des groupes de particules plus petites, biréfringentes, invariables de forme et de volume, auxquelles il donna le nom de *disdiaclastes*.

Valentin (1) critiqua les conclusions de Brücke. L'apparition des deux espèces de bandes prouve-t-elle l'existence de deux substances différentes dans la fibre musculaire? Valentin crut devoir répondre négativement à cette question; d'après lui, en effet, on ne trouve généralement, sur la fibre musculaire vivante, aucune trace des bandes inactives.

Rouget (2) établit que les phénomènes de polarisation, observés à la lumière transmise, peuvent être indépendants de la constitution même des substances que traversent les rayons lumineux. Aussi, sans admettre que les fibrilles musculaires sont composées de deux substances distinctes, on pourrait, selon lui, expliquer les effets produits, en admettant une disposition différente dans leurs parties constitutives. C'est pourquoi il admet que, dans la fibre, tout est homogène, tout est actif ou anisotrope, et que ses nuances différentes dans la lumière polarisée sont dues aux ondulations des fibrilles.

Malgré ces opinions contradictoires, la lumière polarisé a été interrogée par la plupart des auteurs qui se sont occupés de la structure organique de la fibre musculaire striée. Tous parlent de substance isotrope et de substance anisotrope, et de leur distribution dans les muscles. Tous considèrent la bande obscure comme biréfringente ou anisotrope, et la bande claire comme monoréfringente ou isotrope; mais les avis sont partagés relativement à la strie transversale, aux disques accessoires et à la strie de Hensen. Tandis que Krause, Plösz, Flögel, Merkel, Nasse, Engelmann, Fredericq, etc., décrivent la strie transversale comme anisotrope, Heppener soutient qu'elle

(1) Valentin : *Examen des tissus animaux et végétaux dans la lumière polaire*. Leipzig, 1861.

(2) Rouget : *Sur les phénomènes de polarisation......*; Journal de la Physiologie, T. V, p. 247, 1862.

est isotrope. Flögel ne dit rien de la nature de sa couche granuleuse. En 1873, Engelmann admettait sa monoréfringence comme probable; Fredericq, Engelmann (1878), Wagener, Merkel, Nasse, lui reconnaissent la biréfringence. La strie de Hensen serait isotrope, d'après Hensen et Merkel.

Observations personnelles.

Nous nous sommes servi de l'appareil de polarisation de C. Zeiss, avec polariseur et analyseur Abbe.

Considérons d'abord la fibre musculaire vivante.

Après avoir mis au point une fibre momentanément au repos, croisons les deux prismes de Nicol. Sur le champ obscur, l'on voit se détacher la fibre, brillante dans toute son étendue est traversée, à des intervalles réguliers, par une fine ligne noire, fig. 1', 99' et 126'. Tournons le polariseur de 90°, le champ devient clair, et le muscle apparaît comme dans les fig. 1, 99, 126. Il est facile de s'assurer, en répétant plusieurs fois cette manœuvre, que la fine ligne noire correspond à la strie transversale, et que tout l'espace situé entre deux stries voisines est brillant, c'est-à-dire biréfringent ou anisotrope.

Cette fibre ne présentait pas de disques accessoires; en voici une où ces éléments sont très prononcés. Elle est au repos et les nicols sont croisés. Le muscle est brillant sur le champ obscur. Mais, contrairement à ce que nous venons de voir sur la fibre précédente, nous trouvons ici de larges bandes, alternativement brillantes et obscures, fig. 4', 86' et 127'. La substance isotrope est donc ici très abondante. En tournant et en ramenant le polariseur, comme tout à l'heure, on acquiert bientôt la conviction que la bande obscure correspond exactement à la strie transversale et aux deux disques accessoires.

Considérons maintenant une fibre fixée par un réactif coagulant, le bichromate d'ammoniaque, par exemple.

Une fibre sans disque accessoire étant mise au point, croisons les prismes de Nicol. L'image est tout autre que sur la fibre vivante. On y aperçoit maintenant des bandes alternativement obscures et brillantes. En outre, celles-ci ne sont plus continues; elles sont formées de bâtonnets brillants, séparés par des lignes obscures. La bande inactive, moins haute que la précédente, est complétement obscure, comme dans la fig. 71'; ou bien elle est traversée, en son milieu, par un ligne bérifringente, interrompue, c'est-à-dire formée de granulations isolées. Chacun de ces granules brillants est placé

sur une même ligne longitudinale avec un bâtonnet de la bande anisotrope, située au-dessus et en dessous, FIG. 5', 49', 55'.

En comparant les aspects de cette fibre à la lumière ordinaire et à la lumière polarisée, on voit que ce sont les bâtonnets de la bande obscure et les épaississements de la strie transversale qui sont biréfringents ou anisotropes, tandis que l'espace qui les sépare est inactif ou isotrope.

La fibre présente-elle des disques accessoires? ceux-ci sont inactifs, comme sur le fibre vivante, FIG. 15', 55', 74', 94', 104', 120'.

L'action des bâtonnets sur la lumière polarisée est si vive que ces éléments, entièrement libres et isolés dans les préparations, présentent encore une biréfringence marquée. Ce fait rend inadmissible l'opinion de Brücke et de Wagener, d'après lesquels les muscles trop minces n'exerceraient pas d'action sur la lumière polarisée; à moins d'admettre que les fibres, examinées par ces auteurs, eussent été dépourvues de myosine, ce qui est peu vraisemblable.

Tous les détails que présentent les éléments de la bande obscure restent visibles à la lumière polarisée.

Place-t-on sur le trajet des rayons lumineux une lamelle de gypse, la différence d'action entre les deux espèces de bandes est encore plus tranchée. Ainsi une lamelle de gypse I.O. de la FIG. 15, donne une couleur bleue aux bâtonnets et aux épaississements tandis que les bandes inactives y sont colorées en rouge, comme le champ lui-même.

Nous verrons bientôt que les bâtonnets et leurs épaississements sont formés de deux éléments : d'un filament du réticulum plastinien, et d'un coagulum myosique. Quel est celui de ces deux éléments qui est doué d'anisotropie? L'aspect de la bande isotrope sufflrait déjà pour donner une réponse satisfaisante à cette question; car les trabécules longitudinales du réticulum passent dans cette bande, et cependant elle ne présente aucune trace de biréfringence. Mais nous trouvons une preuve plus décisive de leur isotropie dans l'examen des muscles digérés.

Choisissons comme exemple la fibre de la FIG. 26, qui présente un réticulum admirable. Les trabécules longitudinales sont fines et régulières, les épaississements de la strie peu prononcés. A l'appareil de polarisation, les nicols étant croisés, la fibre est aussi obscure que le champ; c'est à peine si, au niveau de la strie transversale, l'œil saisit un léger indice de biréfringence. En interposant la lamelle de gypse, on arrive au même résultat; tout est uniformément coloré en rouge. Il semble pourtant que la strie trans-

versale présente quelques points bleuâtres. La strie serait-elle quelque peu active? C'est possible; ses épaississements paraitraient comme des points un peu foncés, parce qu'ils sont plus épais que les trabécules. D'ailleurs cette trace de biréfringence ne présente aucune importance dans l'étude de la fibre à la lumière polarisée, car elle devient inappréciable en présence des larges bandes franchement anisotropes.

Prenons maintenant une fibre dont les trabécules longitudinales portent un épaississement médian, FIG. **75**, **77**, etc. Elle est obscure entre les nicols croisés.

Enfin, si nous examinons, dans les mêmes conditions, une fibre digérée sur laquelle existent des disques accessoires FIG. **97**, nous constaterons également que tous les éléments en sont inactifs.

Quelle que soit la façon dont les muscles aient été fixés ou digérés, l'aspect est toujours analogue à celui que nous venons de décrire. Nous nous croyons donc en droit de tirer la conclusion suivante : *le réticulum musculaire est sensiblement isotrope ou inactif à la lumière polarisée* : nous sommes d'accord en cela avec MELLAND; *tandis que l'enchylème myosique, qui en remplit les mailles, est fortement biréfringent ou anisotrope.*

Mais nous prévoyons une objection. S'il en est ainsi, comment se fait-il que, sur la fibre vivante, on ne voit pas de lignes noires, correspondant aux trabécules longitudinales, traverser la bande brillante? Ces lignes isotropes y existent, mais elles sont invisibles à cause de la grande biréfringence et de la grande clarté de la substance qui les entoure, et où elles sont comme noyées.

Il n'existe donc pas, dans la fibre musculaire, comme BRÜCKE et, après lui, tous ceux qui se sont servis de la lumière polarisée l'ont admis, il n'existe pas, disons-nous, deux substances différentes, *réparties en bandes alternatives, correspondant aux deux espèces de bandes révélées par la lumière polarisée.* Les auteurs n'ont eu devant les yeux que des fibres fixées par un liquide coagulant, et les bandes dont ils parlent, nous l'avons prouvé, sont tout à fait accidentelles et dues aux réactifs.

De l'inaction de leur bande claire, à la lumière polarisée, ils ne sont pas en droit de conclure à l'existence, à ce niveau, d'une substance isotrope faisant *partie constituante* du muscle : pas plus que de l'inaction de toute la fibre, après une digestion, nous ne serions autorisé à admettre la teneur exclusive de cette fibre en substance isotrope.

Leur bande claire est monoréfringente, parce que cette partie de la

fibre, après l'action d'un réactif coagulant, n'est plus occupée que par le liquide de la préparation et quelques filaments isotropes du réticulum.

Leur bande obscure est anisotrope, parce que, en dehors des trabécules longitudinales isotropes, cachées au centre des bâtonnets, elle est formée par les substances albuminoïdes de l'enchylème, la seule partie active sur la lumière polarisée.

RÉSUMÉ.

Récapitulons brièvement la longue série d'observations que nous venons de décrire. Voyons ce que l'examen de la fibre vivante nous révèle au sujet de sa constitution intime, et comment il faut comprendre l'action des différents réactifs, pour expliquer les différences considérables qui existent entre la fibre vivante et la fibre soumise à un agent fixateur ou dissolvant.

I. Structure du muscle en vie ou à l'état naturel.

Les FIG. **1**, **2**, **4**, **37**, **38**, **63**, **64**, **86**, **114**, **126**, **127** représentent des fibres musculaires vivantes, choisies dans les différents groupes des arthropodes. Leur aspect est identique. La strie transversale forme à elle seule toute la bande claire des auteurs dans les FIG. **1**, **2**, **37**, **38**, **63**, **114** et **126**; cette bande est plus large dans les FIG. **4**, **64**, **86**, **127**, à cause de l'existence d'un disque accessoire FIG. **4**, *ad*; mais l'espace clair, si souvent décrit comme séparant ce disque de la strie transversale et de la bande obscure, est extrêmement réduit.

La bande obscure occupe tout l'intervalle situé entre deux stries voisines, ou entre les deux disques accessoires d'un même segment musculaire. Elle est occupée par une substance matte et homogène, dans laquelle on distingue plus ou moins nettement, suivant la fibre examinée, une striation longitudinale fine et délicate. Cette bande est quelquefois traversée, en son milieu, par une ligne plus obscure (strie de HENSEN) FIG. **63**.

Les stries longitudinales et transversales, quoiqu'en disent WAGENER, ENGELMANN et un grand nombre d'auteurs, existent réellement sur la fibre vivante; nous les avons toujours rencontrées sur des fibres dont les contractions vives et répétées prouvaient suffisamment leur intégrité. Les stries transversales sont en général les plus épaisses; cependant il peut arriver, que la striation longitudinale l'emporte sur la striation transversale; cela se voit sur les fibres musculaires de l'*Hydrometra palustris*, réprésentées dans les FIG. **111** à **113**.

La fibre vivante a été examinée par un petit nombre d'auteurs. Dans leurs recherches sur la structure musculaire, les savants ont usé généralement de matériaux traités par l'alcool, l'acide osmique ou un autre agent fixateur, et, sans tenir compte des modifications qui peuvent résulter de l'action de ces réactifs, ils ont décrit, comme existant dans la fibre vivante, tous les détails présentés par ces muscles. Nous avons pu apprécier, dans le courant de nos observations, les modifications profondes qui se produisent dans les éléments musculaires par l'application des liquides, en apparence inoffensifs et réputés conservateurs; ce n'est qu'avec beaucoup de réserve que nous y recourons. L'emploi des réactifs, notre mémoire le prouve suffisamment, peut donner des indications précieuses; mais il est toujours nécessaire de contrôler ces résultats par l'observation de la fibre vivante, pour les interpréter justement et arriver à des données certaines.

Ce n'est donc pas sans motif qu'ENGELMANN (1), en 1873, appelait déjà l'attention sur l'importance considérable que l'on doit attacher à l'examen du muscle vivant. Cependant, à force de se mettre en garde contre les altérations qui viennent si facilement modifier l'aspect de la fibre musculaire, il s'est montré par trop défiant à l'égard des faits observés, et il a attribué souvent à une altération commençante des détails naturels. Nous sommes entièrement d'accord avec cet observateur patient et consciencieux, pour nier la préexistence, dans la fibre vivante, des éléments désignés par les auteurs sous le nom de : *sarcous elements*, *Fleischtheilen*, *Muskelprismen*, *Fleischprismen*, *Muskelstäbchen*, etc. et que, dans la description des fibres fixées par un réactif coagulant, nous avons appelés *bâtonnets*. Oui, « plus le muscle est frais et moins la substance anisotrope présente des traces d'éléments charnus et de substance intermédiaire. » (2)

Mais, pour les autres détails, l'évidence des faits nous force à nous séparer d'ENGELMANN. Les stries longitudinales, que ce savant considère comme formées par le liquide provenant de la coagulation (Gerinnung), du ratatinement (Schrumpfung) de ses fibrilles, ce sont nos filaments longitudinaux; ses fibrilles, formées d'un grand nombre d'éléments superposés, présentant des propriétés optiques, physiques et chimiques différentes, correspondent à notre substance matte et homogène, à notre enchylème myosique. Aussi, nous ne craignons pas d'affirmer que la striation longitudinale

(1) ENGELMANN : *Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz*; Pflüger's Archiv, Bd. VII, 1873, p. 34 et 35.

(2) Id., loc. cit., p. 59.

et transversale de toute cellule musculaire tient à son organisation même, à la présence d'un réseau préexistant dans le muscle intact.

Les figures, que nous avons mentionnées à la page précédente, ont été prises sur des fibres vivantes (1), et contrôlées par l'examen du muscle *in situ*, sur de petits animaux aquatiques : tels que *Cypris*, *Cyclops*, etc., non lésés et maintenus sur le porte-objets. Ces nombreuses figures, mieux encore que la persistance constante des stries longitudinales et transversales sous l'action des réactifs les plus variés, prouvent surabondamment la vérité de nos allégations.

L'examen de la fibre vivante nous apprend donc qu'il y existe un élément organisé et structuré, se présentant sous la forme de trabécules longitudinales et transversales, et plongé dans une autre substance matte, plus ou moins liquide et sans structure.

II. Structure du muscle après l'action des réactifs.

a) Réactifs coagulants.

Après l'action des réactifs coagulants, la fibre change d'aspect. La bande obscure est formée par la juxtaposition de bâtonnets indépendants, et la bande claire, devenue plus haute, est traversée par la strie transversale dont les épaississements sont plus volumineux. L'alcool, le bichromate de potassium, le bichromate d'ammoniaque, l'acide chromique, etc. produisent les mêmes résultats, à un degré plus ou moins accentué, sur les fibres musculaires des pattes de tous les arthropodes que nous avons examinés.

Il est évident que les détails présentés par les FIG. **5** à **20**, **41** à **55**, **65** à **74**, **89** à **95**, **100** à **106**, etc., n'existant pas sur la fibre vivante, doivent être attribués à l'action des réactifs sur les éléments constitutifs du muscle. Mais comment interpréter cette action? Il faut d'abord étudier la façon dont ces réactifs se comportent vis-à-vis des stries longitudinales et transversales, et surtout vis-à-vis de la substance matte et homogène de la fibre. Celle-ci, d'après les analyses faites par KÜHNE, NASSE, SCHIPILOFF, DANILEWSKY, etc. renferme, à côté d'un certain nombre de substances albuminoïdes ordinaires, une quantité abondante de myosine. D'un autre côté, l'alcool, le bichromate de potassium, l'acide chromique et tous les réactifs, réputés *durcissants*, coagulent les albuminoïdes. Comment se fera cette coagulation

(1) Voir plus haut, p. 318.

dans la fibre musculaire striée? telle est la question à résoudre. Nous savons que s'il se trouve des corps solides dans un liquide où se produit soit une coagulation, soit une cristallisation, les nouvelles substances vont se déposer sur ces corps étrangers. Dans le muscle, toutes ces conditions sont réalisées.

La fibre est traversée, dans toute son étendue, par un réseau trabéculaire plongé dans un liquide fortement albumineux. Lorsque la coagulation survient, les albuminoïdes précipités s'accumulent de préférence autour de ces filaments, et les transforment en bâtonnets. Les albuminoïdes ainsi solidifiés occupent un espace moindre que dans la fibre vivante, où ils se trouvent à l'état de dilution, au sein du liquide enchylémateux. La substance homogène se sépare donc en deux portions : l'une, visible, contribue à former les bâtonnets; l'autre, représentant la partie aqueuse de l'enchylème, se mélange au liquide-réactif qui y pénètre; de là, les espaces vides et clairs qui se remarquent entre les bâtonnets voisins.

La preuve de ces faits est facile à fournir. Nous avons vu, en étudiant la fibre vivante, que chaque filament longitudinal se trouve sur une même ligne avec un épaississement de la strie transversale. Sur le muscle coagulé, le bâtonnet se trouve dans la même position, seulement il n'occupe pas toute la hauteur de la bande obscure ; à ses deux extrémités on voit sortir encore la trabécule longitudinale allant, comme sur la fibre vivante, se continuer avec un épaississement de la strie. La coagulation s'est faite aussi autour des granulations de cette dernière, car elles sont devenues plus volumineuses. D'autres faits prouvent également la rectitude de cette interprétation. Si l'on soumet des muscles fixés à l'action dissolvante de la potasse, pendant un temps déterminé, on voit les bâtonnets diminuer insensiblement d'épaisseur et, à la fin, on ne retrouve plus à leur place que le filament mince et délicat de la fibre vivante. Nous avons suivi ces modifications sur les fibres qui ont été reproduites dans les FIG. **26**, **27**, **28**, etc.

Par suite de cette coagulation des albuminoïdes autour de la partie *médiane* des trabécules longitudinales, il s'est produit une véritable bande claire, nettement distincte de la bande obscure, et coupée en deux par la strie transversale, FIG. **5** à **20**, **41** à **55**, etc.

Les bâtonnets de la bande obscure ont été décrits par presque tous les auteurs qui se sont occupés de la fibre musculaire. D'après l'idée qu'ils se faisaient de sa structure, ils ont donné aux bâtonnets des noms différents. Ils les considèrent généralement comme des éléments préexistants, comme tels, dans la fibre vivante. Mais personne n'a décrit ni figuré la liaison

directe existant entre ces bâtonnets et les épaississements de la strie transversale, parce que personne n'a soupçonné les rapports intimes qui existent entre les filaments longitudinaux de la fibre vivante et les bâtonnets obtenus par la coagulation.

Bowman les appela *sarcous elements*. Il croyait à leur préexistence dans la fibre vivante, et à leur indépendance vis-à-vis des stries longitudinales, car celles-ci n'étaient à ses yeux que des ombres interposées. Leur réunion les uns aux autres se faisait par l'intermédiaire d'une substance unissante, soluble dans divers réactifs.

Ils correspondent à un groupe de disdiaclastes de Brücke.

Krause, Merkel, Sachs, etc. les désignent sous le nom de *Muskelprismen*, *Muskelstäbchen* et, en se basant sur la structure des muscles des ailes des insectes, ils les considèrent comme formés par la substance contractile ou anisotrope, et ils admettent, en outre, leur préexistence dans la fibre intacte. Les membranes latérales de leurs cases musculaires, qui correspondent à nos trabécules longitudinales sur la fibre fraiche, ne prennent aucune part à leur production dans les muscles fixés.

Nos bâtonnets sont les *Muskelsäulchen* de Flögel et les *Muscle-rods* de Schäfer.

Leydig les considère comme des éléments creux, renfermant la partie contractile du muscle; ils sont limités par une substance solide et élastique, laquelle, d'après lui, occuperait l'espace clair qui les sépare les uns des autres.

Les granulations du deuxième ordre de Retzius, et celles du premier ordre de Bremer ne correspondent pas à nos bâtonnets; car, nous le verrons bientôt, elles ne représentent le plus souvent qu'un épaississement de la trabécule longitudinale elle-même. Lorsqu'elles ont une forme plus allongée, on peut cependant les identifier avec ces éléments, comme le montre la fig. 30. Mais ces auteurs en ont méconnu la véritable nature. Ils les ont toujours considérées comme étant l'indice d'un réseau transversal; elles représenteraient la coupe optique des épaississements marqués aux points de rencontre des trabécules.

Melland admet la coagulation des albuminoïdes en solution dans le muscle, seulement cette coagulation se ferait, non sur la trabécule elle-même, comme nous le soutenons, mais à l'intérieur des mailles.

b) Liquides digestifs artificiels et réactifs dissolvants.

Sous l'action des liquides digestifs artificiels et des réactifs dissolvants, l'aspect de la fibre musculaire change aussi complétement. A la place de la bande

obscure, continue et homogène sur la fibre vivante, formée d'une couche de bâtonnets indépendants après l'action des coagulants, on ne trouve plus que les fins filaments longitudinaux, déjà visibles sur la fibre fraîche, et qui se trouvaient enrobés au centre des éléments distincts de la fibre fixée, FIG. **22** à **27**, **47**, **58**, **61**, **75** à **78**, **97**, **98**, etc.

La bande claire a disparu; la strie qui la traversait persiste seule, et présente encore des épaississements aux points de jonction avec les trabécules longitudinales.

Ce qui formait le fond mat et homogène de la fibre vivante, ce que les réactifs durcissants coagulaient autour des trabécules longitudinales, a donc été extrait de la fibre; la partie organisée seule a résisté. Les albuminoïdes en solution dans la substance fondamentale (l'enchylème myosique) ont été dissouts, soit directement, soit après leur transformation préalable en syntonine, et toute la fibre, réduite à un réseau régulier, à mailles allongées, conserve ses stries longitudinales et transversales qui continuent à la caractériser.

Ces résultats microchimiques expliquent ceux qui ont été obtenus en grand par DANILEWSKY (1). Son *Bindegerüstgewebe*, qu'il décrit comme une substance spongieuse, renfermant dans ses mailles la myosine et divers albuminoïdes, n'est autre chose que le réticulum que nous venons de mentionner.

Jusqu'à ce jour, à notre connaissance, aucun auteur n'a employé les réactifs dissolvants ou digestifs dans les recherches *microscopiques* sur la structure de la fibre musculaire striée. C'est à peine, d'ailleurs, si l'on commence à s'en servir pour élucider les questions les plus importantes de la biologie cellulaire. Les résultats que nous avons obtenus dans nos recherches sur les muscles prouvent l'importance de cette méthode, une des plus efficaces pour avancer à pas sûrs dans l'étude de l'organisation cellulaire.

c) *Méthode de l'or.*

Nous connaissons l'action dissolvante qu'exercent, sur les parties constituantes de la fibre musculaire striée, les alcalis dilués, les acides chlorhydrique, formique, acétique etc.; nous pouvons aborder avec fruit l'interprétation des figures obtenues par la méthode de l'or.

---

(1) DANILEWSKY : *Ueber die Abhängigkeit.* Zeitschr. f. Physiolog., Chemie. T. VII, p. 124 à 160, 1883.

Les résultats que ce procédé nous a fournis se rapprochent beaucoup des résultats décrits par Thin, Biederman, Retzius, Bremer et Rollett, et sont identiques à ceux de Melland. Cependant les interprétations données par ces auteurs sont des plus divergentes; quelle sera la nôtre?

Étudions d'abord les modifications que chacun des réactifs employés produit sur la substance musculaire.

La coloration par l'or se fait généralement de la façon suivante. Le muscle, après avoir été plongé pendant quelques minutes dans l'acide formique (Retzius), l'acide acétique (Melland), ou l'acide citrique (jus de citron de Ciaccio), est lavé, puis soumis à l'action du chlorure d'or. Avant que celui-ci ne puisse agir, la fibre a donc déjà subi l'influence d'un acide. Or, nous venons de le voir, les acides, et en particulier l'acide formique, si souvent employé dans cette méthode (1), dissolvent les albuminoïdes renfermés dans le muscle. Après cinq minutes d'action, l'acide formique ne laisse plus qu'un réticulum vide! **fig. 28.** Vient alors le chlorure d'or. Si la fibre renferme encore quelques albuminoïdes, que l'acide n'a pas eu le temps de dissoudre ou de transformer, le sel métallique les coagule. Cette coagulation doit se faire, comme avec les réactifs durcissants, autour des trabécules longitudinales. L'albumine coagulée et la substance du réticulum vont alors réduire le chlorure d'or, et se colorer en rouge. Le volume de l'épaississement porté par les filaments longitudinaux dépend de la quantité d'albuminoïdes qui restent dans le muscle, au moment où le chlorure d'or y pénètre, c'est-à-dire qu'il variera avec le degré de concentration ou la rapidité d'action de l'acide employé, et avec le temps pendant lequel on l'aura laissé agir. Lorsque la digestion opérée par l'acide a été complète, on ne trouve plus, après la coloration par l'or, que des images analogues à celles de Melland, et à celles qui sont reproduites fidèlement par nos **fig. 31, 32, 33** et **109**.

Telle est la véritable explication des résultats obtenus par l'application de cette méthode. En effet, si l'on emploie directement le chlorure d'or, sans recourir au préalable à un acide, comme Retzius dit l'avoir fait quelquefois, les bâtonnets sont beaucoup plus volumineux. C'est donc à la méthode suivie, et non à la structure intime du muscle, qu'il faut attribuer les différences de volume signalées par Retzius entre les épaississements

(1) Voir plus haut, p. 337.

indiqués dans ses figures, et les différences qui existent, sous ce rapport, entre ses figures et celles de BREMER.

Parfois, si longue soit la durée d'action de l'acide, la trabécule longitudinale présente toujours un épaississement médian. Il ne provient pas alors d'un coagulum d'albumine; il est formé par la substance même du réticulum, FIG. 75, 76, 77. Dans les cas douteux, l'examen de la fibre à la lumière polarisée constitue, nous le verrons bientôt, un moyen décisif, pour déceler la véritable nature de ces nodules.

RETZIUS et BREMER distinguent deux substances dans la fibre musculaire. L'une, qui réduit le chlorure d'or en se colorant en rouge, serait formée par des prolongements protoplasmatiques anastomosés des cellules centrales. L'autre, la substance musculaire véritable pour ces auteurs, qui remplit les mailles de ce réseau protoplasmatique, serait incolore parce qu'elle ne réduit pas le chlorure d'or.

MELLAND admet le réseau de RETZIUS et de BREMER; mais, pour lui, ce réseau forme une partie constituante de la substance musculaire. *Tous* les détails qu'il présente lui appartiendraient en propre, car, *seul*, il est sensible à l'action du chlorure d'or. D'accord avec les auteurs précités, il considère la partie restée incolore comme formant la seconde substance constitutive du muscle.

Pour nous, il existe aussi deux substances dans la portion striée du muscle. Mais *toutes deux* réduisent le chlorure d'or, comme nous allons le voir aux pages 371 et 372. Le réseau de RETZIUS, de BREMER et de MELLAND est formé en partie par notre réticulum musculaire, et en partie par l'enchylème myosique coagulé par le sel métallique. Les mailles de ce réseau sont incolores, non pas parce que la substance qui les remplit est inactive sur le chlorure d'or, comme le prétendent ces auteurs, mais *parce qu'elles sont vides*! l'enchylème myosique qui les remplissait, sur la fibre vivante, ayant été ou bien dissout par l'acide, ou bien coagulé sur les trabécules.

§ III. Interprétation et Conclusions.

I. Dans la fibre musculaire striée, il n'y a que deux éléments constituants : un réticulum plastinien et un enchylème myosique. Ces éléments ont des propriétés fort différentes.

Les faits, décrits dans les deux paragraphes précédents, prouvent à l'évidence que la partie striée de la fibre musculaire est formée de deux

éléments essentiellement distincts. L'un, organisé en réticulum à mailles allongées, s'étend dans toute la fibre et constitue sa charpente, son squelette. Nous l'avons désigné, avec J. B. Carnoy (1), sous le nom de *réticulum musculaire*, ou simplement de *réticulum plastinien*. L'autre, amorphe, remplit les mailles de ce réticulum, c'est l'*enchylème* du même auteur. Pour caractériser l'enchylème musculaire il suffit d'employer le qualificatif *myosique*, qui rappelle son élément constitutif principal.

Ces deux éléments : réticulum plastinien et enchylème myosique, présentent des différences considérables dans leurs propriétés optiques, physiques et chimiques.

1° *Le réticulum.*

D'après l'aspect qu'il présente sur la fibre musculaire vivante, le réticulum semble être constitué par une substance plastique, flexible, élastique, ne contrariant en rien les mouvements si variés, si énergiques quelquefois, qui se produisent dans le muscle. La fibre vivante subit des tiraillements de toute espèce sans se rompre; on peut l'étirer considérablement sans la déchirer et, après la traction, elle revient à sa longueur primitive. Le réticulum suit tous ces mouvements. Les trabécules qui le constituent, et les épaississements qui existent à leurs points de jonction, s'amincissent sous les tiraillements, mais ils reviennent à leur forme normale et reprennent leur aspect primitif, dès que les causes extérieures ont cessé d'agir.

Sous l'influence des réactifs tout change.

S'agit-il de substances fixatives et coagulantes, le réticulum devient raide et cassant; il se rompt maintenant au moindre contact.

Emploie-t-on au contraire des réactifs dissolvants ou digérants des substances albuminoïdes ordinaires, il offre à leur action une résistance remarquable; à part le sarcolemme, c'est la dernière partie de la fibre musculaire qui est atteinte. Si le dissolvant employé n'est pas trop énergique : l'acide chlorhydrique à 1 o/o, la potasse à 1 o/o, le chlorhydrate d'ammoniaque à 5 o/o, et si l'on arrête à temps son action, ou si l'on prend soin de rendre le réticulum plus résistant par un séjour de quelques heures dans l'alcool, la partie organisée reste intacte, et la fibre un peu gonflée conserve sa striation longitudinale et transversale caractéristique, **fig. 26, 27, 28, 56, 57, 58, 61**, etc. C'est seulement lorsqu'on se sert d'une

(1) J. B. Carnoy. *Biologie cellulaire*, p. 193, 1884.

solution trop concentrée : la potasse à 10 o/o, appliquée sur le muscle frais, le chlorhydrate d'ammoniaque à 15 o/o, etc., que la substance constitutive du réticulum lui-même est attaquée, et que toute la fibre se résout en un amas de granules. Le même phénomène se présenterait, d'après Catherine Schipiloff et A. Danilewsky (1), lorsqu'on traite le réticulum dégagé par de l'éther-alcool à 40°.

Ces deux auteurs considèrent le réticulum musculaire comme composé de deux substances; il serait en effet formé de granules d'une matière albuminoïde spéciale, réunis les uns aux autres par un ciment de lécithine, et résistant énergiquement à l'action des acides dilués (2). L'éther-alcool à 40° dissoudrait la lécithine en laissant comme résidu les granules albumineux; tandis que les réactifs digérants concentrés attaqueraient exclusivement ces derniers.

Quant aux propriétés optiques du réticulum, nous savons qu'il est inactif sur la lumière polarisée. Nous n'ignorons pas que Cath. Schipiloff et Danilewsky prétendent que leur substance spongieuse (notre réticulum) est encore biréfringente, de par la lécithine qu'elle renferme, après la dissolution de la myosine. Mais, nous l'avons dit plus haut (3), l'observation des muscles privés de myosine par la potasse, appliquée à frais ou après fixation par l'alcool, par l'acide chlorhydrique et les liquides digestifs artificiels, nous a révélé seulement des traces insignifiantes de biréfringence aux points de jonction des trabécules.

Le réticulum dégagé se teint légèrement par les différentes matières colorantes : hématoxyline, bleu de méthyle, fuchsine, carmin de Mayer, etc.; *sous l'action du chlorure d'or, il prend une teinte rouge.*

2° *L'enchylème.*

L'enchylème myosique apparait au microscope comme une substance hyaline, matte et homogène. Il est plus ou moins liquide, ou pâteux. D'après les analyses faites par Nasse, il renfermerait, outre de l'eau et des sels minéraux, un grand nombre de substances albuminoïdes. L'élément constitutif

(1) Cath. Schipiloff et A. Danilewsky : *Ueber die Natur der anis. Substanzen...*; Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. V, 1881.

(2) Note. Admettant les idées de Krause sur la structure de la fibre musculaire, ces auteurs ne parlent pas de réticulum, mais de membranes limitant les cases musculaires. Les lignes qu'ils considèrent comme la coupe optique de ces membranes sont les trabécules longitudinales et transversales de notre réticulum, comme nous allons le voir.

(3) Voir p. 360 et 361.

principal est la myosine. D'après les recherches de KÜHNE(1), SCHIPILOFF, DANILEWSKY, WEYL (2) et NASSE (3), la myosine est une substance albuminoïde très altérable, se coagulant par la chaleur, par la dessiccation et par l'addition d'une grande quantité d'eau. Les acides minéraux étendus la transforment rapidement en syntonine et la dissolvent. Elle est soluble dans le chlorure de sodium et le chlorhydrate d'ammoniaque.

Pour extraire la myosine, DANILEWSKY recommande le chlorhydrate d'ammoniaque à une concentration de 5 à 10 0/0, et l'acide chlorhydrique à 1 0/0. Nous avons décrit plus haut la méthode à suivre dans les recherches microscopiques (4). Pour dégager le réticulum musculaire de tout l'enchylème myosique qui l'imprègne, nous donnons la préférence à l'acide chlorhydrique. Non seulement il enlève la myosine, mais il transforme encore les autres albuminoïdes en syntonine, également soluble dans cet acide. Nous avons vu qu'on pourrait employer aussi la potasse diluée, soit sur les muscles frais, soit, mieux encore, sur des muscles modérement fixés par l'alcool, ainsi que les liquides digestifs artificiels.

Sous l'action des réactifs fixateurs et coagulants, les substances albuminoïdes en solution dans l'enchylème sont coagulées.

L'enchylème myosique est biréfringent à la lumière polarisée; cette propriété lui vient de la myosine qu'elle renferme. CATHERINE SCHIPILOFF et DANILEWSKY l'ont constatée également sur la myosine extraite des muscles.

La myosine coagulée se colore intensément par l'hématoxyline, le carmin de MAYER, le bleu de méthyle, la fuchsine; *elle se colore aussi fortement par le chlorure d'or.*

Tels sont les principaux caractères des deux parties constituantes de la partie striée du muscle. Voyons maintenant quelle est leur distribution dans la fibre musculaire vivante, et comment il faut interpréter les particularités qu'elles présentent sous l'action des réactifs.

II. Notre réticulum plastinien diffère du réseau musculaire décrit par les auteurs.

Nous croyons devoir appeler l'attention du lecteur sur la différence fondamentale de structure qui existe entre le réseau décrit par RETZIUS et

(1) KÜHNE : *Physiologische Chemie.* Leipzig, 1868.

(2) WEYL : *Beitrage zur Kenntniss thierischer und pflanzlicher Eiweiss-Korper;* Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. I.

(3) NASSE : *Der chemische Bau der Muskelsubstanz;* Biologisches Centralblatt, Bd. II, 1882.

(4) Voir plus haut, p. 350.

par Bremer et notre réticulum musculaire. Ces auteurs considèrent leur réseau comme formé par les *prolongements protoplasmatiques* anastomosés des cellules centrales (1); il serait donc analogue au réseau des cellules conjonctives. Une substance *étrangère* au protoplasme cellulaire remplit les mailles de ce réseau. Retzius l'appelle : *das homogene Zwischensubstanz der Querfadennetze*, et la considère comme la véritable substance musculaire, *Muskelsubstanz*.

Ainsi, d'après cette théorie :

a) Le réticulum musculaire serait formé par tous les éléments de la cellule : réticulum, enchylème, membrane.

b) Les mailles de ce réseau seraient occupées par une substance étrangère aux cellules centrales et à leurs prolongements, puisque cette substance est située en dehors de leur membrane.

c) Quant au sarcolemme, il faudrait nécessairement admettre qu'il constitue une seconde membrane, enveloppant à la fois les cellules centrales et la substance intermédiaire et qui, par conséquent, est aussi étrangère aux cellules constitutives.

Nous ferons remarquer :

1° Le réticulum musculaire est formé par un seul des éléments constitutifs de la cellule : le réticulum plastinien. L'enchylème et la membrane cellulaire ne prennent aucune part à sa formation.

2° La substance intermédiaire homogène de Retzius, c'est l'enchylème de ce réseau plastinien, tenant beaucoup de myosine en dissolution; elle est donc une partie intégrante du protoplasme cellulaire.

3° Le sarcolemme représente la membrane cellulaire proprement dite, enveloppant, comme dans toute cellule, le réticulum et l'enchylème; il appartient donc aussi en propre à la cellule musculaire.

4° Quant aux cellules centrales, elles constituent, avec leurs nombreux noyaux, une portion non différenciée, non régularisée de la cellule musculaire primitive.

Retzius parle aussi de fines membranes longitudinales, qui existeraient

---

(1) Retzius dit en effet : « Ich finde es angemessen das beschriebene Fadennetz der Querschnittsansicht als ein mit den centralen Muskelzellen zusammenhängendes, zwar in gewisser Weise modificirtes, aber aus den Zellenprotoplasma direct entsprungenes Auslaufernetz zu betrachten. » *Zur Kenntniss der Quergestreifte Muskelfaser;* Biologische Untersuchungen. p. 8, 1881;

Et Bremer : « Ein Fadennetz gebildet von den Zellenauslaufern der Muskelkörperchen. » *Ueber die Muskelspindeln...;* Archiv f. mik. Anat., B. XXII, p. 327.

entre ses réseaux de divers ordres, et qui serviraient à les relier ensemble et à en fermer complétement les mailles (1). Ces membranes n'existent pas. Leurs prétendues coupes optiques, à en juger par la description que Retzius en donne, représentent simplement nos trabécules longitudinales. Nous avons d'ailleurs déjà parlé plus haut (2) des divers réseaux de Retzius, et nous avons montré comment il fallait les interpréter.

III. *Le réticulum musculaire préexiste dans la fibre vivante, et n'est pas un produit artificiel dû aux réactifs.*

Ce fait se dégage, avec une évidence éclatante, des multiples traitements que nous avons fait subir aux fibres musculaires. On a beau varier les méthodes pour le mettre en évidence, le réticulum se montre constamment avec les mêmes caractères. Que l'on emploie la potasse concentrée jusqu'à 10 o/o; que l'on fasse agir l'acide chlorhydrique à 1 o/o, soit comme tel et à la température ambiante, soit comme liquide digestif à la température de 40°; que la fibre, soumise à l'expérience, soit fraîche, ou ait été préalablement fixée, le résultat est constant; partout on obtient, comme résidu de cette dissolution, un *réticulum identique.*

Sans doute, on ne le voit pas avec tous ses détails sur toute fibre vivante, mais on n'est pas en droit de conclure de là à sa non préexistence. Une baguette de verre plongée dans le baume du Canada, et vue à la lumière transmise, n'est pas visible. Or le réticulum est noyé dans la myosine, substance éminemment réfringente, dont la quantité varie d'un animal à l'autre, et même dans les différents muscles d'un même animal. C'est ce qui résulte clairement des travaux de Danilewsky. Il en est de même du rapport quantitatif existant entre l'enchylème myosique et le réticulum musculaire. Suivant ces variations, le réticulum sera plus ou moins visible. Il était clairement indiqué sur les fibres représentées par les fig. **2**, **4**, **38**, **39**, **63**, **64**, etc. On le voit également, à divers endroits du muscle, quand certaines trabécules présentent plus d'épaisseur, fig. **2**, **4**, **37**, **63**. Enfin il est toujours visible au niveau de la strie transversale, parce que, à cet endroit, les trabécules sont plus nombreuses, plus serrées et munies d'épaississements volumineux. D'ailleurs l'existence de la striation longitudinale, à l'état vivant, semble être admise par le plus grand nombre des auteurs.

---

(1) Retzius, loc. cit., p. 8, dit expressément : « Eine feine Contour vereinigt an optischen Durchschnitt die Fäden jeder abgelosten Schicht, und es scheint als ob diese nach ein durch Golchlorid nicht farbendes Hautchen verbunden wären... »

(2) Voir plus haut, p. 340 et 341.

Or, d'après nous, cette striation est due aux trabécules longitudinales du réticulum plastinien. Ce que COHNHEIM considère comme la substance unissante des éléments charnus, ce que KÖLLIKER et, après lui, un grand nombre d'auteurs ont décrit comme la substance interstitielle ou substance unissante des colonnettes musculaires, ce que KRAUSE, SACHS, MERKEL et d'autres prennent pour la coupe optique de la membrane latérale des cases, ce sont, à n'en pouvoir douter, les trabécules longitudinales de notre réticulum musculaire.

Nous avons vu, dans la partie historique de ce mémoire, la structure compliquée qu'ENGELMANN attribue à la fibre musculaire. Voici comment il décrit l'apparition des stries longitudinales, sous l'action de l'eau, de l'acide chromique, de l'alcool, ou après la mort spontanée, dans une fibre d'abord d'une homogénéité absolue.

Le processus se fait de la même façon dans tous les muscles et dans les différentes couches d'une même fibre; mais on peut surtout en suivre les détails dans les couches anisotropes. - On voit apparaître, dit-il, dans les disques homogènes, des lignes longitudinales d'une finesse extrême, pâles, *isotropes*, et placées à des distances régulières. Ces lignes s'élargissent et s'éclaircissent, les unes plus vite que les autres, jusqu'à former des stries de plus de $0^{m}5$ de largeur. Cet élargissement se fait aux dépens des parties biréfringentes situées entre elles et qui deviennent ainsi plus étroites et plus réfringentes (.....und zwar verbreitern sie sich auf Kosten der zwischen ihnen liegenden doppeltbrechenden Theile, welche dabei schmaler und starker lichtbrechend werden (1).

Or, ces fines lignes longitudinales, dont le caractère *isotrope* a été si bien remarqué par ENGELMANN, ce sont les trabécules de notre réticulum. D'abord invisibles, parce que la substance dans laquelle elles sont plongées possède sensiblement le même indice de réfraction, elles se marquent à mesure que la mort arrive, ou que l'action du réactif se fait sentir; il se produit alors une différence dans la réfringence des deux parties constituantes de la cellule, et le réticulum apparaît *isotrope* au milieu de la substance anisotrope ou de l'enchylème myosique. L'altération progressant, les albuminoïdes en solution dans cet enchylème se coagulent en se précipitant sur les trabécules longitudinales; celles-ci s'épaississent donc - aux dépens de la substance biréfringente qui les sépare. -

(1) ENGELMANN : *Mikroskopische Untersuchungen...;* PFLÜGER'S Archiv, Bd. XII, p. 61, 1873

Engelmann lui-même a observé ce phénomène. « L'apparition de ces espaces intermédiaires et isotropes n'est pas due, dit-il, au gonflement ou à l'accumulation d'une substance interfibrillaire préexistante (il n'admet pas son existence pendant la vie), ni à un liquide extérieur s'introduisant par capillarité entre les fibrilles, mais elle doit être uniquement attribuée à un ratatinement (Schrumpfung), à une coagulation (Gerinnung) des éléments (les véritables éléments charnus), gonflés dans le muscle frais au point de se toucher (1). »

La substance qu'Engelmann prend pour un liquide, qui serait exprimé, pour ainsi dire, des fibrilles turgescentes, et s'élargirait d'une façon passive par la rétraction de la substance fibrillaire, nous la considérons comme un élément figuré. Elle représente la trabécule longitudinale, qui s'épaissit progressivement par le dépôt des albuminoïdes de l'enchylème. Les fibrilles d'Engelmann, devenues plus étroites, correspondent à la partie liquide dégagée de ce même enchylème.

Si Engelmann avait observé la marche de la coagulation à la lumière polarisée, il aurait vu ses espaces clairs perdre, en s'élargissant, leur caractère isotrope, pour devenir de plus en plus biréfringents, à mesure que ses fibrilles perdaient leur anisotropie primitive et devenaient inactives à la lumière polarisée.

Enfin l'élément que Gerlach, Thin, Biedermann, Retzius, Bremer, Rollett et Melland ont coloré en rouge par la méthode de l'or, représente également, nous l'avons vu, le réticulum musculaire, plus ou moins dégagé de l'enchylème qui le baigne (2).

IV. *La fibre musculaire striée n'est pas un faisceau de fibrilles préexistantes.*

On considère généralement la fibre musculaire striée comme formée de fibrilles préexistantes, complétement séparées les unes des autres par des membranes latérales propres, et réunies en faisceau par une substance unissante. Quant à la fibrille elle-même, les uns y voient un tube continu et plein de substance contractile. D'après Gerlach et Wagener, la striation transversale n'y apparait qu'avec la contraction, et elle est due à la segmentation de la substance contractile du tube. D'autres la considèrent comme un tube creux, traversé à des distances régulières par une membrane

(1) Id. loc. cit.

(2) Voir plus haut, p. 368 et 369.

transversale, qui est en continuation directe avec la paroi du tube. La présence de cette membrane transforme la fibrille en une chaîne de cases renfermant la substance contractile (Muskelprismen), séparée des membranes basales par un plasma liquide (Muskelkästchenflüssigkeit). C'est la fibrille de KRAUSE et de FLÖGEL. Enfin, un grand nombre d'observateurs admettent que cette membrane transversale est double. Ils la disent constituée de deux membranes réunies par une substance unissante (Kittsubstanz). Pour eux, la fibrille n'est plus simple, elle est formée d'une série de cases, closes de tous côtés par des membranes propres ; ces cases seraient les véritables parties élémentaires de la fibre (SACHS, MERKEL).

Tous ces auteurs voient dans les stries longitudinales et transversales la coupe optique des membranes limitantes, des fibrilles pour les uns, des cases pour les autres, membranes qui sont réunies par la substance unissante. De sorte que, si l'on parvenait à enlever le contenu de ces fibrilles, ou de ces cases, toute la fibre se reduirait à un ensemble de tubes creux, réunis en faisceaux par le cément, ou bien à un ensemble de chambrettes parfaitement closes, sans communication directe les unes avec les autres.

Si cette dernière manière de considérer la structure musculaire était justifiée, il existerait, au niveau de la strie transversale, un disque plein, à la fois formé par la substance unissante longitudinale, les membranes basales des deux rangées de cases musculaires adjacentes, et une partie de la substance unissante transversale. Une coupe faite un peu au-dessus de ce niveau devrait donc nous montrer un champ plein. Or les FIG. **35**, **36**, **59**, **60**, **79**, **80**, **83**, **84**, indiquent tout le contraire. A l'endroit des cases musculaires, là où le disque devrait être le plus épais, parce que la substance unissante y serait renforcée par les membranes basales, nous trouvons des vides (les champs de COHNHEIM). Il n'existe donc pas, à cet endroit, de membranes basales ni, par le fait même, de substance unissante.

Si les fibrilles préexistaient réellement, la seule interprétation que comporteraient les figures précitées serait la suivante : il faudrait considérer les champs de COHNHEIM comme la coupe des fibrilles, et les fines lignes qui les limitent comme la coupe de leurs membranes latérales et de la substance unissante. La fibrille ne serait donc pas une série de cases, comme le veulent KRAUSE, FLÖGEL, SACHS, MERKEL, etc., mais un tube creux renfermant certaines substances dans un ordre déterminé, et réuni aux tubes voisins par la substance unissante transversale.

S'il en était ainsi, la coupe optique des membranes latérales devrait persister lorsqu'on monte ou qu'on descend le tube du microscope. Or cela n'a pas lieu. Les lignes qui circonscrivent les champs polygonaux ne sont visibles qu'à un seul emplacement du foyer; conséquemment elles ne peuvent correspondre qu'à des filaments. Il en est de même sur une coupe longitudinale. Les stries parallèles à l'axe de la fibre, ne correspondent pas à des membranes, mais à des trabécules. Les fibrilles primitives, dans le sens que lui donnent les auteurs précités, n'existent donc pas dans la fibre musculaire striée des pattes des arthropodes. La prétendue coupe optique de la substance unissante ne peut être rapportée qu'à un réticulum véritable, formé de simples trabécules longitudinales et transversales, tel, en un mot, que nous l'avons décrit plus haut.

Mais nous dira-t-on que penser alors des fibrilles et de la substance interfibrillaire dont l'existence est incontestable dans les muscles des ailes de certains insectes (Thoraxmuskeln)? Tous les auteurs s'en sont prévalu pour prouver l'existence des mêmes éléments dans la fibre musculaire en général. Nous verrons dans le chapitre suivant que cette structure est réelle, en grande partie du moins, mais pour *les muscles des ailes seulement.* Chez certains insectes, la différence de structure entre les muscles des ailes et les muscles des pattes est si considérable, que l'on ne peut en aucune façon conclure des faits observés sur les uns à l'existence des mêmes faits sur les autres.

Enfin n'y aurait-il pas entre les trabécules, tant longitudinales que transversales, une mince membrane, isolant chaque maille du réticulum, membranule si délicate qu'elle échapperait à l'observation directe sur la fibre vivante? Nous ne pouvons davantage admettre l'existence de ces cloisons. La preuve de cette négation, nous la trouvons dans la manière dont se comporte l'enchylème myosique sous l'action des réactifs coagulants.

Prenons l'alcool pour exemple.

La chimie nous apprend que ce corps coagule les substances albuminoïdes. Cela étant, admettons pour un instant l'existence des cases musculaires. Si l'on suppose, avec Krause, Sachs, Merkel, etc., que la myosine y existe en cube préformé, ce cube, en se ratatinant sous l'action de l'alcool, diminuera simplement de volume, sans changer de place. Au sortir de l'alcool, la fibre musculaire devrait donc présenter l'aspect du schéma n° 3, Pl. V; or, l'image de ce schéma ne correspond pas aux images que l'on obtient, à celle qui est représentée par la FIG. 4, par exemple.

Mais si chaque case, au lieu de renfermer la myosine en cube, était occupée par un enchylème identique sur tous ses points, deux modifications pourraient se présenter. Ou bien l'alcool précipitera les albumines en un cube central, et nous retomberons dans le schéma n° 3; ou bien cette précipitation se fera sur les parois; celles-ci, devenues plus épaisses, seront maintenant très visibles, comme dans le schéma n° 4, Pl. V. Or, on n'observe rien de semblable.

Enfin, il se pourrait aussi que les albuminoïdes de chaque case musculaire entraînassent, en se coagulant, la membrane qui les entoure, — ce qui ne peut se faire qu'à la condition d'admettre avec MERKEL et SACHS une membrane double, tant pour la strie transversale que pour les trabécules longitudinales. — On aurait ainsi une figure analogue au schéma n° 5, Pl.V. Comment expliquer, dans cette hypothèse, la présence des filaments que l'on voit courir d'un épaississement à l'autre dans les FIG. **41**, **42**, **43**, etc.? On pourrait croire, peut-être, que ce sont les restes de la substance unissante longitudinale, mais alors qu'est devenue la substance unissante transversale?

Si, au contraire, on admet l'existence du réticulum musculaire, le mode d'action de l'alcool est facile à comprendre. Les trabécules de ce réticulum sont plongées dans l'enchylème myosique. Celui-ci, venant à se coaguler, s'accumule naturellement autour des filaments qui le traversent; à la place de chaque trabécule mince, délicate et isotrope, apparaît un bâtonnet épais et biréfringent. Nous savons, par ce qui précède, que la réalité correspond à ces données. En effet, les bâtonnets existent, et ils occupent toujours exactement la place de la trabécule primitive; en outre, à leurs deux extrémités, on voit émerger le filament longitudinal qui les relie à l'épaississement de la strie transversale.

V. *La myosine n'existe pas dans la fibre vivante en cubes préformés.*

C'est là un fait qui découle de l'absence de fibrilles. Aussi longtemps que l'on considéra la case musculaire comme le dernier élément de la fibre, on dut admettre, comme conséquence naturelle, la distribution de la myosine en cube ou en prisme dans chacune de ces cases. Pour celui qui n'a observé que les muscles des *ailes* de certains insectes, cette division de la myosine en cubes dans toute fibre musculaire pouvait paraître réelle, parce que les fibrilles, telles que les comprenait KRAUSE, y préexistent. Mais il n'en est pas ainsi pour les autres fibres. Ici, on ne trouve qu'un réticulum, à mailles

allongées communiquant largement les unes avec les autres, et occupées par un enchylème identique dans tous ses points. C'est enchylème est une solution plus ou moins concentrée de myosine et d'albuminoïdes divers. En supposant même que les cubes de myosine y apparaissent après l'action des réactifs coagulants, on ne pourrait encore conclure à leur préexistence : personne n'admettra que les cristaux qui se forment dans une solution saline préexistent comme tels dans la solution primitive.

Nous savons d'ailleurs que la myosine ne se coagule pas au milieu des cases, mais sur les trabécules elles-mêmes.

VI. *La division en fibrilles et en disques n'est pas due à la dissolution d'une substance unissante.*

La division longitudinale de la fibre musculaire striée, sous l'action de certains réactifs, a été connue des plus anciens observateurs. La macération dans l'eau bouillante, le séjour dans le sublimé corrosif furent conseillés par Schwann (1) pour obtenir cette division. Ce savant crut pouvoir conclure de ce phénomène à la préexistence des fibrilles. Bowman (2) observa le premier la division transversale sous l'action de l'alcool. Cette division servit de base à sa théorie des éléments charnus. Rollett (3) arriva au même résultat par l'action de l'acide chlorhydrique à 1 0/00, durant 24 heures, ou de l'acide acétique, durant 48 heures. Reiser (4), dans un mémoire consacré exclusivement à l'étude de l'action des différents réactifs sur la fibre musculaire, les divise en deux catégories, suivant qu'ils dissocient la fibre en fibrilles ou en disques. Tous ces savants ont considéré les éléments ainsi obtenus comme préexistants dans le muscle vivant, et ils ont attribué sa désagrégation à la dissolution d'une substance unissante. L'acide chromique, le bichromate de K, le réactif de Millon, l'alcool, l'éther, la glycérine, l'acide nitrique dilué et concentré, le sulfate acide de K, en dissolvant la substance unissante transversale, produisent les fibrilles; tandis que l'acide chlorhydrique dilué et concentré, l'acide acétique, l'acide phosphorique dilué, les chlorures de Ba et de Ca, les alcalis dilués et concentrés, le carbonate acide de K déterminent la division en disques, par la dissolution de

(1) Schwann : *Muller's Handbuch der Physiologie*, Bd II, p. 33.

(2) Bowman : *On the minute structure...*; Physiological transactions. London. Part. II. 1840.

(3) Rollett : *Untersuchungen zur naheren Kenntniss...*; Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. XXIV, 1857.

(4) Reiser : *Die Einwirkung verschiedener Reagentiën..*: Diss. inaug. Zurich, 1860.

la substance unissante longitudinale. Ce fut en vain que Henle fit remarquer que cette division pouvait être due, tout aussi bien à l'augmentation de consistance qu'à la dissolution de l'une ou de l'autre substance unissante. La coagulation de la substance unissante longitudinale pouvait donner, d'après lui, des fibrilles, au même titre que la dissolution de la substance unissante transversale. La généralité des auteurs acceptèrent l'interprétation de Reiser : les fibrilles obtenues préexistent dans la fibre vivante. Or, nous avons vu qu'il ne peut être question de pareilles fibrilles dans la fibre musculaire des pattes des insectes; comment donc expliquer leur production?

Parlons d'abord de la *division longitudinale ou division en fibrilles.* Nous ferons remarquer, avec Henle, que les réactifs, qui produisent cette division, sont exclusivement des agents coagulants des albuminoïdes. L'alcool, l'acide chromique, le bichromate de K, le bichromate d'ammoniaque, l'eau bouillante, etc., coagulent les albuminoïdes sur les trabécules du réticulum musculaire. Ces filaments, minces et délicats, sont remplacés par de grosses fibrilles, formées de bâtonnets et d'épaississements superposés, et réunies par de fines trabécules transversales devenues raides et cassantes sous l'action du réactif. Au moindre tiraillement, les trabécules transversales doivent se rompre, et la fibre se transformer en un faisceau de fibrilles. C'est ainsi que les choses se passent en réalité; les FIG. **8**, **41**, **44**, **45**, **48**, **50**, **66**, **105** le prouvent à l'évidence. On voit encore sur les divers épaississements de ces figures, les restes de leurs trabécules déchirées. Ces fibrilles ne préexistaient donc pas dans la fibre primitive; c'est aux réactifs qu'elles empruntent leur formation.

En outre, elles diffèrent considérablement des fibrilles décrites par les auteurs. Ces dernières seraient constituées par une série de cases formant dans leur ensemble un cylindre creux à contours réguliers. Nos fibrilles se réduisent à *une série longitudinale de trabécules présentant alternativement des bâtonnets myosiques et des épaississements trabéculaires.*

La substance unissante des auteurs qui se serait dissoute dans le réactif employé n'existe donc pas; elle n'est que la partie liquide non coagulée de l'enchylème. Sur la fibre vivante, notons-le encore, elle correspond toujours à nos trabécules longitudinales.

Pour ne pas confondre ces fibrilles avec celles que nous rencontrerons dans les muscles des ailes de certains insectes, nous proposons de désigner ces dernières, faute de meilleure expression, sous le nom de *fibrilles naturelles*, et celles des pattes sous le nom de *filaments*, ou de *fibrilles accidentelles.*

Division transversale ou division en disques. Cette division s'obtient quelquefois par les réactifs coagulants. C'est ainsi que Bowman l'a signalée le premier sous l'action de l'alcool. Nous l'avons obtenue également, après l'action du bichromate de potassium, du bichromate d'ammoniaque, de l'acide chromique et de l'eau bouillante.

Cette division n'est pas due à la dissolution d'une substance unissante longitudinale, entendue soit dans le sens de Bowman, soit dans le sens de Merkel et de Sachs (1). Elle ne peut être due non plus, comme le pense Rollett, à la dislocation opérée par l'augmentation de tension du liquide qui se trouverait dans des canaux circulaires entourant la bande obscure (2). Il faut l'attribuer à un mécanisme identique à celui qui préside à la division en fibrilles.

La myosine, en se coagulant, n'entoure pas toute la trabécule longitudinale. En effet, entre le bâtonnet qu'elle forme et l'épaississement de la strie transversale, une portion de la trabécule conserve presque toujours sa minceur primitive : cela se voit sur un grand nombre de nos figures. Il existe donc, à ces endroits, un *locus minoris resistentiæ*; sous une action mécanique un peu vive, la rupture s'y fait aisément. La séparation entre tous les bâtonnets de la bande obscure et les épaississements de la strie transversale peut donc avoir lieu, tout aussi bien qu'entre deux fibrilles voisines.

Les fibres à disques accessoires présentent quatre endroits où la rupture pourra se faire; elles donneront ainsi naissance à différents disques, comme le montrent les FIG. **10**, **19**, **20**, **41**, **87**, **90**, **94**, etc.

Ces disques se produisent donc par la rupture des trabécules, à un endroit quelconque de la bande claire. La substance unissante longitudinale des auteurs n'existe donc pas; elle est représentée par la partie libre des trabécules longitudinales, plongée dans le liquide hyalin de l'enchylème.

---

(1) Voir plus haut, p. 304 et 309

(2) Dans un travail récent : *Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern.* I Theil. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 49, pp. 81 à 133, 1885, Rollett attribue les ventres que présente le sarcolemme, au niveau de la bande obscure, à l'existence d'un canal circulaire, situé entre cette membrane et la substance striée. La tension endosmotique du liquide, renfermé dans ce canal, venant à augmenter, elle tend à disloquer la fibre; mais la strie transversale, de même que le disque accessoire, est solide et résistante, tandis que la couche qui les sépare est molle. Celle-ci cèdera donc plus facilement. Nous n'avons jamais observé la moindre trace de l'existence d'un pareil canal. Si le sarcolemme est bombé au niveau des mailles, c'est parce qu'il est repoussé par l'enchylème myosique.

Les *sarcous elements* de BOWMAN correspondent simplement à une trabécule longitudinale entourée de myosine coagulée. Ces éléments sont indépendants les uns des autres dans une même bande obscure, mais ils sont réunis avec ceux des bandes voisines, supérieure et inférieure, par une portion des trabécules.

Parlons maintenant des réactifs de la seconde catégorie de REISER. Sous leur influence, la division se fait d'une façon toute différente. Au lieu de coaguler la myosine et les autres albuminoïdes de l'enchylème, ces réactifs les gonflent considérablement et les dissolvent. Les trabécules longitudinales, très délicates, sont distendues par ce gonflement; elles ne tardent pas à se rompre, et la fibre tombe en disques. On peut facilement se rendre témoin de ce fait, en faisant agir, sur une fibre musculaire vivante, un acide ou un alcali un peu concentré. Au niveau de la strie transversale les trabécules sont généralement plus épaisses, et, par conséquent, plus résistantes; elles sont en outre solidement reliées les unes aux autres, et renforcées par de nombreux épaississements. Aussi n'y observe-t-on pas la division en fibrilles.

Les disques, ainsi obtenus, se distinguent donc de ceux de BOWMAN par le mode particulier d'action des réactifs, par l'endroit où la division se fait et par l'aspect qu'ils présentent. Tous ces disques sont les mêmes; tous représentent la strie transversale avec quelques restes des trabécules rompues, car la myosine a été dissoute et la rupture a eu lieu au milieu de la bande obscure.

Ces deux espèces de disques ont toujours été confondues par les auteurs. KRAUSE, le premier, reconnut que les acides dilués gonflent et dissolvent la substance même des disques de BOWMAN. La division transversale pouvait donc se faire, d'après lui, ou dans la bande obscure ou dans la bande claire, et donner naissance aux deux espèces de disques. Tout récemment, dans un travail où il a étudié cette division en disques (1), ROLLETT confirme le fait observé par KRAUSE. Ces savants considérent les bandes comme constituées, dans toute leur étendue, par une seule et même substance, mais différente pour chacune d'elles; la substance principale ou *Hauptsubstanz* forme la bande obscure, et la substance intermédiaire ou *Zwischensubstanz* la bande claire. Aussi attribuent-ils le phénomène à une dissolution pure et simple de l'une ou de l'autre substance, suivant les réactifs employés : dissolution de la bande claire et production des disques de BOWMAN par les

(1) ROLLETT : loc. cit.

réactifs durcissants; dissolution de la bande obscure et production des nouveaux disques par les acides et les alcalis. Nous venons de voir que le phénomène se fait d'une façon toute différente. Sous l'action des réactifs coagulants, toute la substance du muscle persiste, il y a simplement rupture des trabécules longitudinales à l'endroit le plus faible. Les réactifs dissolvants au contraire, font disparaître l'une des parties constitutives de la fibre, l'enchylème myosique, et cette dissolution est accompagnée de la rupture des trabécules longitudinales, au milieu de la bande obscure.

VII. Une substance unissante, soit transversale ou interfibrillaire, soit longitudinale ou intermédiaire (Zwischensubstanz), n'existe pas dans les fibres musculaires striées des arthropodes.

La plupart des auteurs qui ont étudié l'organisation intime du muscle ont attribué la striation longitudinale et transversale, caractéristique de toute fibre musculaire striée, à l'existence d'une substance unissante (Kittsubstanz).

Les fines lignes longitudinales qui traversent la bande obscure de la fibre vivante, de même que les espaces linéaires clairs qui s'étendent entre les fibrilles sur les muscles fixés, seraient la coupe optique soit de cette substance unissante seule (BOWMAN), soit des membranes limitantes réunies par la substance interfibrillaire (KRAUSE, WAGENER, MERKEL, SACHS, etc.). Pour KÖLLIKER elles représenteraient la substance interstitielle.

Tous ces auteurs ont cherché la preuve de leur allégation dans l'aspect que présentent les coupes transversales. Les champs de COHNHEIM correspondent aux éléments charnus pour BOWMAN, aux fibrilles pour KRAUSE, KÖLLIKER y retrouve ses colonnettes musculaires; pour tous, les fines lignes qui limitent ces champs représentent la substance unissante.

Quant à l'origine de la strie transversale, les opinions sont encore plus divergentes. La plupart la considèrent comme la section d'une substance unissante longitudinale, différente de la substance unissante transversale par ses propriétés, et destinée à réunir bout à bout, soit les *sarcous elements* des uns, soit les cases musculaires des autres.

Le réseau coloré en rouge par l'application du chlorure d'or, et décrit par RETZIUS, BREMER, MELLAND et d'autres, représenterait à la fois les deux substances unissantes.

Les deux substances unissantes, longitudinale et transversale, diffèrent par leurs propriétés chimiques : l'une est soluble dans les réactifs durcissants, l'autre dans les liquides digérants ou dissolvants. Ainsi se trouverait expliquée, de la manière la plus simple en apparence, la dislocation du muscle en fibrilles, ou en disques, d'après la nature du réactif employé.

On oubliait cependant de rendre compte d'un fait déjà signalé par Bowman, et confirmé par un grand nombre d'auteurs. Comment se faisait-il que les réactifs, qui semblaient jouir de la propriété exclusive de dissoudre la substance unissante transversale, produisaient des disques?

Il y a plus. Lorsqu'on étudie d'une manière comparative la fibre vivante et la fibre fixée par un réactif quelconque, on n'est pas peu étonné de voir que les stries longitudinales, considérées comme substance unissante, ne se correspondent pas dans les deux muscles. Tandis que dans les FIG. 2, 4, 38, 39, 64, etc. les trabécules de la bande obscure se trouvent sur le trajet des épaississements de la strie transversale, les espaces clairs, qui représentent la substance interfibrillaire sur les muscles fixés, occupent dans toutes les figures qui les représentent une place toute différente. Les épaississements de la strie correspondent ici à nos bâtonnets, c'est-à-dire aux éléments charnus des uns, aux fibrilles des autres. La substance unissante se serait-elle déplacée? ou dissoute peut-être? Mais les épaississements de la strie, s'ils appartiennent à la substance unissante, pourquoi ont-ils resisté? et s'ils ne lui appartiennent pas, comment se sont-ils déplacés?

En outre, comment concilier les figures obtenues par les digestions artificielles, où les trabécules visibles sur la fibre vivante sont seules conservées, avec l'existence d'une substance interfibrillaire? Faudrait-il admettre que la substance unissante seule a été respectée, et que les liquides digestifs sont les dissolvants des éléments charnus ou des fibrilles?

D'ailleurs, nous l'avons prouvé a l'évidence, ni les éléments charnus de Bowman, ni les fibrilles de Wagener, de Krause, de Merkel, etc., ni les colonnettes musculaires de Kölliker ne préexistent dans la fibre vivante; on n'y trouve qu'un réticulum et un enchylème comme dans toute cellule. A quoi servirait donc la substance unissante?

Non, la substance interfibrillaire n'existe pas plus que les fibrilles. Ce que l'on a considéré sur la fibre vivante comme sa coupe optique, ce sont les trabécules longitudinales de notre réseau; tandis qu'après la coagulation des substances albuminoïdes, elle correspond à la partie liquide

de l'enchylème, alternant avec les bâtonnets. En effet, les trabécules longitudinales et les espaces linéaires jouissent des mêmes propriétés optiques que la substance unissante. Les premières sont monoréfringentes à la lumière polarisée, comme tout le réticulum; les seconds sont inactifs parce qu'ils sont occupés par la partie liquide de l'enchylème, qui est sans action sur la lumière polarisée.

Cette manière de voir explique naturellement la division du muscle en fibrilles, ou en disques; de plus, comme nous l'avons vu, elle rend compte avec la plus grande facilité de la production des disques par l'emploi des réactifs durcissants (1).

VIII. *La strie transversale est la coupe optique d'un réseau transversal.*

Synonymes :

Ligne de DOBIE (Dobie's Linie).
Isotrope Zwischensubstanz (HEPPENER).
Endscheiben réunis par la Kittsubstanz (MERKEL).
Querwand (FLÖGEL).
Zwischenscheibe (ENGELMANN).
Grundmembran (KRAUSE).
Hauptlinie (DÖNITZ).
Endstreifen réunis par la Kittsubstanz (SACHS).
Mittelscheibe (HENSEN, au moins chez les articulés).
Disque intermédiaire (FREDERICQ).
Disque ou strie mince (RANVIER).
Strie propre des fibrilles (ROUGET).

La strie transversale, connue déjà de DOBIE, a été considérée, par la plupart des auteurs, comme l'expression optique d'une membrane transversale complète, qui diviserait la fibre musculaire en gros compartiments entièrement fermés (Muskelfächer). Son aspect granuleux fut attribué par FLÖGEL à des granulations portées par les fibrilles, et unies les unes aux autres par une substance solide, de manière à former une membrane lisse et complète.

ENGELMANN décrit aussi cet aspect granuleux, mais il l'attribue à un commencement d'altération de la fibre. La strie transversale est un disque complet, formé par l'accolement latéral d'éléments gonflés. Ceux-ci, perdant

(1) Voir plus haut, p. 382.

l'eau qu'ils renferment sous l'action des réactifs, se ratatinent et deviennent autant de granulations distinctes.

Nous avons vu que les épaississements de la strie transversale existent sur la fibre intacte, ils sont donc inhérents à la fibre vivante. Mais on ne les voit dans toute leur netteté que dans une position déterminée du foyer de l'objectif; la surface seule du muscle doit être mise au point. Si l'on descend le tube du microscope, ces granulations se fusionnent, en apparence, avec celles situées plus profondément, et produisent une strie régulière et continue.

Pour déterminer à quoi correspondent ces granulations de la strie transversale, et pour juger en même temps de la nature de cette strie, il faut recourir aux coupes transversales, obtenues soit à l'aide du microtome FIG. **21**, soit accidentellement par les divers procédés de digestion. Comme nos FIG. **35**, **36**, **59**, **60**, **79**, **80**, **83**, **84**, le prouvent, ces coupes sont loin de présenter un champ plein, comme le voudraient KRAUSE, MERKEL et tous ceux qui considèrent la strie comme une membrane transversale complète. Nous y retrouvons les figures décrites par COHNHEIM, ROUGET, RETZIUS, BREMER et tant d'autres, à savoir : un réseau à mailles irrégulières, dont les trabécules portent des épaississements là où elles s'unissent. Ces images existent réellement au niveau de la strie transversale : la preuve en est fournie par les divers aspects des disques isolés, qu'on fait mouvoir dans la préparation. De profil, la strie apparait avec ses granulations FIG. **34**; celles-ci correspondent aux points de jonction de plusieurs trabécules transversales, et portent encore les restes d'une trabécule longitudinale. Chaque granulation de la strie transversale représente donc le point de rencontre d'une trabécule longitudinale avec plusieurs trabécules transversales. C'est ce qui explique pourquoi les épaississements de la strie se trouvent, dans la fibre vivante, exactement au-dessus des filaments de la bande obscure. La ligne qui les réunit correspond à la coupe optique des trabécules transversales.

La strie transversale, examinée à l'appareil de polarisation sur la fibre vivante, est toujours inactive, isotrope ou monoréfringente, FIG. **1'**, **4'**, **86'**, **99'**. Après fixation par un réactif coagulant, elle est tantôt isotrope FIG. **15'**, **71'**, **74'**, **94'**, tantôt anisotrope, à cause de ses granulations biréfringentes, FIG. **5'**, **49'**, **55'**, L'emploi des liquides digestifs prouve que cette biréfringence provient, non de la substance réticulaire des trabécules, mais de la petite quantité de myosine qui s'est coagulée autour de leurs épaississe-

ments. En effet, après leur action, ces granules diminuent de volume, et toute la fibre est inactive à l'appareil de polarisation.

Les auteurs qui ont étudié les phénomènes de polarisation, présentés par les muscles, se sont toujours servis de fibres fixées par l'alcool. Il n'est donc pas étonnant qu'ils aient décrit la strie transversale, les uns comme étant biréfringente, les autres comme étant inactive.

Des images analogues à celle qui est représentée dans la FIG. 57 plaident aussi contre l'existence d'une membrane transversale véritable, ainsi que SCHÄFER l'a déjà insinué; mais aucune théorie sur la constitution musculaire n'a pu en fournir une explication satisfaisante. Leur interprétation est facile dès que l'on a reconnu l'existence du réticulum plastinien. Il suffit de jeter un coup d'œil sur la FIG. 57, pour être convaincu que son aspect provient d'un mode d'arrangement particulier des trabécules.

IX. *Les disques accessoires, qui existent quelquefois dans la bande claire, sont formés, sur la fibre vivante, par des épaississements des trabécules longitudinales du réticulum musculaire.*

Synonymes :

Körnerschicht (FLÖGEL).
Nebenscheiben (ENGELMANN, MERKEL).
Disque accessoire (RANVIER).
Disque secondaire ou accessoire (FREDERICQ).

L'existence du disque accessoire a été signalée pour la première fois par FLÖGEL, sur le muscle des mites. Il l'a décrit sous le nom de couche granuleuse (Körnerschicht), et considéré comme formé de granulations très petites se trouvant sur le prolongement des fibrilles.

Le disque accessoire existe de chaque côté de la strie transversale. Les éléments qui le constituent n'ont pas toujours une forme granuleuse, comme semblerait le faire croire l'expression employée par FLÖGEL. Parfois petits et sphériques, comme dans les FIG. 15, 86, 92, 95, ils sont plus souvent allongés dans le sens de la fibre; leur forme est alors rectangulaire, à limites nettement tranchées FIG. 4, 13, 18, 20, 26, 39, 94. Entre ces deux extrêmes, on trouve toutes les intermédiaires.

Chaque élément du disque correspond à un épaississement de la strie transversale, et se trouve placé sur la trabécule longitudinale qui traverse la bande obscure des muscles frais, ou entre un bâtonnet et un épaississement de la strie, sur les fibres fixées.

A quoi faut-il rapporter les éléments constitutifs de ces disques? Sont-ils une dépendance du réticulum; ou bien faut-il les considérer comme des productions analogues aux bâtonnets de la bande obscure?

Leur existence sur la fibre vivante plaide déjà en faveur de la première interprétation. Mais c'est surtout la manière dont ils se comportent vis-à-vis des réactifs qui écarte toute hésitation. Lorsqu'on traite la fibre, au sortir de l'alcool, par l'hématoxyline, etc., les bâtonnets sont fortement colorés, et leur ensemble forme une bande foncée. Les épaississements de la strie transversale le sont un peu moins, tandis que les éléments du disque accesoire sont à peine teintés. Soumet-on une pareille fibre à la digestion, le liquide digestif enlève tous les albuminoïdes de l'enchylème; la bande obscure ne présente plus que les trabécules longitudinales, tandis que la bande claire, outre les épaississements un peu réduits de la strie transversale, montre encore les éléments des disques accessoires. En outre, on voit nettement que chacun de ces éléments se trouve sur le trajet d'une trabécule longitudinale, dont il n'est qu'un simple épaississement, FIG. **26**. Tandis que le bâtonnet de la bande obscure est formé par une trabécule longitudinale et un coagulum myosique, les petits éléments du disque accessoire sont exclusivement formés par la substance réticulaire. Cette différence de nature ressort encore des phénomènes que présentent ces fibres à la lumière polarisée. Le disque accessoire est isotrope, comme le réticulum lui-même; les bâtonnets, au contraire, sont fortement anisotropes.

Les épaississements du disque accessoire ne sont pas réunis transversalement comme le sont ceux de la strie. Sur la fibre vivante on ne voit jamais de trabécule entre eux. Lorsque la fibre se divise en disques, et que la dislocation se fait entre la bande obscure et le disque accessoire, on n'aperçoit sur ce dernier, vu de face, que la coupe des bâtonnets indépendants.

Mais il se produit quelquefois un mode particulier d'arrangement de la myosine que l'on pourrait confondre avec les disques accessoires que nous venons de décrire. Les FIG. **13**, **15**, **18**, **52**, **54**, **69**, **71** montrent la grande diversité qui peut exister dans la manière dont l'enchylème myosique se comporte vis-à-vis des trabécules longitudinales, sous l'action des réactifs coagulants. Tantôt il y forme un seul bâtonnet homogène, tantôt il s'y coagule en amas plus ou moins séparés. Très souvent aussi il arrive que le bâtonnet est divisé en trois parties. Si l'épaississement central est alors un peu plus volumineux, on peut le prendre pour le bâtonnet tout entier,

tandis que les deux amas extrêmes, rapprochés de la strie transversale, simulent des disques accessoires. Pour un observateur prévenu du fait, l'erreur est facile à éviter. Ajoutons à cette préparation une goutte d'hématoxyline, et les prétendus disques accessoires se coloreront aussi intensément que les bâtonnets du centre. Sous l'action de la potasse ils disparaissent. Enfin, à la lumière polarisée, ils sont nettements biréfringents. D'ailleurs sur le muscle vivant ces disques n'existent pas. La myosine s'y trouve en solution, et l'enchylème est identique sur tous ses points, tant au niveau du disque accessoire qu'à celui de la bande obscure.

Depuis la découverte de ces disques par Flögel, les auteurs se sont beaucoup occupés de leur nature. On a discuté longtemps pour savoir s'il fallait les considérer comme une dépendance de la strie transversale, ou comme une partie détachée de la bande obscure. Cette dernière idée prévalut généralement. Merkel les décrit comme provenant de la bande obscure par l'étirement (Dehnung) de la fibre. La description qu'il en donne indique clairement qu'il a eu sous les yeux, à la fois les véritables disques accessoires et ceux qui sont produits par la division des bâtonnets, sans avoir pu les distinguer les uns des autres. Cependant les propriétés diverses du disque accessoire, suivant qu'il est une dépendance du réticulum, ou qu'il dérive de l'enchylème, ne lui ont pas échappé. Il dit, en effet, qu'il peut être « clair ou obscur, large ou étroit, *nettement biréfringent ou entièrement isotrope*(1). » Il semble même avoir vu tous les stades de la formation du faux disque accessoire. « La limite entre la bande obscure (Querband), dit-il, et les disques accessoires (Nebenscheiben), est tantôt régulière, tantôt irrégulière; la largeur des disques est variable et en rapport direct avec la bande obscure, et cela sur des muscles dont la teinte uniforme, que leur impriment les réactifs colorants, semble prouver qu'ils sont à l'état de repos. On rencontre aussi des stades intermédiaires où les disques sont tout près de la bande obscure, ou *sur le point de s'en séparer* (2). » On ne saurait mieux décrire les détails de la bande obscure de nos fig. **13**, **14**, **18**, **52**, etc., et s'il n'existait que cette sorte de disque accessoire, nous serions forcé de conclure avec Merkel : « ces » Nebenscheiben sind keine selbständige Gebilde, » puisqu'ils proviennent de la bande obscure. Mais, dans cette hypothèse, les

(1) Merkel : *Ueber die Contraction der gestreifte Muskelfaser*; Archiv f. mik. Anat., Bd. XIX, p. 666. Voici ses propres paroles : « ..... die Nebenscheibe (du dytique) ist bald hell, bald dunkel, bald breit, bald schmal, bald deutlich doppeltbrechend, bald fast ganz isotrop. »

(2) Id., l. c., p. 668.

disques accessoires jouiraient constamment des mêmes propriétés que la bande obscure; ils seraient toujours obscurs et biréfringents. Or MERKEL les a vus parfois clairs (hell) et isotropes (fast ganz isotrop); il avait alors sous les yeux les véritables disques accessoires, formés exclusivement par la substance du réticulum, et qu'il importe de ne plus confondre avec les premiers.

Ce sont aussi des disques issus par division de la bande obscure que RANVIER a décrits, et auxquels il a donné le nom de « disques accessoires. » Il s'est servi de matériaux fixés par l'alcool, et les éléments dont il parle se coloraient intensément par l'hématoxyline; c'est donc avec raison qu'il les a considérés comme une dépendance de la bande obscure. Les véritables disques accessoires lui sont restés inconnus.

La description donnée par ENGELMANN est entièrement conforme à la réalité : « eine einzige Schicht, dit il, grösserer und gleichartiger, meist nahezu isodiametrische und etwas länglicher Körner getrennt durch schmalere, schwachlichtbrechende Stelle. » On reconnait là les disques accessoires de nos FIG. **13**, **14**, **18**, etc. Mais quand ENGELMANN affirme que les granulations constitutives sont solubles, après gonflement préalable, dans les alcalis, dans l'acide lactique dilué, l'acide acétique et l'acide chlorhydrique, il confond les disques qu'il vient de décrire avec ceux de MERKEL et de RANVIER, et qui proviennent d'un mode particulier de coagulation des albuminoïdes autour des trabécules. Il est étonnant que par l'emploi de ces réactifs ENGELMANN n'ait pas saisi leur action sur la bande obscure, et qu'il n'ait pas découvert l'existence d'un réticulum.

X. *Le fond brillant de la bande claire doit être attribué, sur la fibre vivante, à un phénomène d'optique.*

Synonymes :

Substance isotrope.
Zwischensubstanz.
Plasmatische Substanz (MERKEL).

La plupart des auteurs attribuent la bande claire à l'existence, à ce niveau, d'une substance plus ou moins liquide, ayant pour caractère essentiel de ne pas agir sur la lumière polarisée. Cette bande a été observée pour la première fois par DOBIE et WHARTON JONES. Partisans de la théorie de BOWMAN sur la constitution musculaire, ils la considérèrent comme la section optique de la substance unissante longitudinale. Pour KRAUSE, SACHS,

Merkel, etc., elle représente le liquide qui sépare, dans chaque case musculaire, le prisme charnu de la membrane basale (Muskelkästchenflüssigkeit). Engelmann la crut formée par des éléments solides, ayant des propriétés optiques, physiques et chimiques différentes des éléments constitutifs des autres bandes. Cependant Heppener, se basant sur les changements de place qu'elle subit, et surtout sur sa biréfringence, l'avait déjà attribuée à un phénomène d'optique. Cette assertion fut regardée comme hasardée et toute gratuite; Engelmann ne la jugea pas digne d'attention. Dans ces dernières années, elle a été reprise par un grand nombre d'auteurs anglais; Haycraft, Melland et d'autres ont même réussi à en fournir la preuve expérimentale.

Avant d'émettre notre manière de voir, examinons les faits. Vu les grandes modifications que les réactifs produisent dans la fibre, nous croyons indispensable de parler séparément des muscles frais et des muscles fixés. La fibre vivante, lorsqu'elle ne porte pas de disque accessoire, est homogène dans toute son étendue; la bande claire y est réduite à un mince liséré, longeant de chaque côté la strie transversale. Analysons attentivement cette bande. Installons le tube du microscope de façon à n'avoir au foyer que les épaississements les plus superficiels de la strie. Chacun d'eux paraît alors brillant et entouré d'une auréole obscure. En abaissant le tube avec précaution, les épaississements s'obscurcissent, tandis que l'auréole périphérique s'éclaircit en s'élargissant. Bientôt les auréoles voisines se touchent, se fusionnent et forment un liséré clair de chaque côté de la strie. La bande claire n'est donc qu'un effet d'optique. Ceux qui sont habitués aux observations microscopiques connaissent les effets de diffraction qui se produisent à l'entour d'un corps brillant. Qui n'a vu les auréoles claires entourant les gouttelettes graisseuses? Personne cependant ne les a prises pour une atmosphère spéciale enveloppant les gouttelettes. L'expérience suivante de Schäfer est d'ailleurs démonstrative à cet égard. Après avoir fluidifié par la chaleur une forte solution de gélatine, il y ajoute quelques gouttes d'huile, et agite le tout pendant quelques minutes; l'huile est ainsi réduite à un grand état de division au sein de la gélatine. On laisse la masse se solidifier, et on y pratique des coupes au rasoir. A un fort grossissement, les fines gouttelettes d'huile sout vues comme des points obscurs entourés d'une auréole claire. S'il arrive que plusieurs de ces globules sont placés en ligne droite, ils produisent l'impression d'une rangée de points au centre d'une bande claire. Cette expérience de Schäfer, nous ne l'avons pas refaite,

mais nous avons observé le même phénomène, d'une façon plus concluante, peut-être, sur de fines gouttelettes de myosine, provenant des muscles des ailes de l'hydrophile, FIG. 176.

Un autre fait vient à l'appui de cette interprétation. Si la bande claire était formée par une substance liquide, hyaline et sans granules, les trabécules longitudinales, en traversant cette bande, y deviendraient plus visibles qu'elles ne le sont en réalité.

Si nous examinons, avec HEPPENER, la fibre vivante à la lumière polarisée, la bande claire disparaît. La fibre est biréfringente dans toute son étendue, seule la strie transversale se montre sous la forme d'une fine ligne noire dépourvue de liséré clair. Cela prouve que le fond de la bande claire est occupé par la même substance que toute la bande obscure, en d'autres termes que la substance de remplissage s'étend d'une manière continue jusqu'à la strie transversale.

Le même phénomène se produit quand il existe des disques accessoires, seulement il est plus prononcé. Il y a alors trois rangées de granulations, dont les auréoles, en se fusionnant, formeront un fond clair plus étendu.

D'ailleurs, nous avons vu que les fibrilles ne préexistent pas dans la fibre musculaire striée; nous en avons conclu que la myosine ne pouvait y exister en cubes préformés (1). L'étude du muscle vivant nous a confirmé dans la même idée. L'enchylème myosique y est identique dans tous ses points, aussi bien autour des trabécules qu'il baigne qu'au milieu des mailles. Si son aspect diffère dans le voisinage des éléments du réticulum et notamment contre les trabécules transversales et leurs épaississements, c'est uniquement à une différence de réfringence qu'il faut l'attribuer; c'est cette différence qui donne lieu à divers phénomènes d'optique qui produisent les auréoles.

Sur les muscles traités par un réactif coagulant, il n'en est plus ainsi. Ici nous trouvons une bande claire véritable, mais elle est tout à fait accidentelle. L'enchylème myosique qui remplissait d'abord toutes les mailles du réticulum, a été divisé en deux parties par les réactifs employés. Les substances albuminoïdes se sont condensées autour des trabécules longitudinales, tandis que le plasma liquide s'est mélangé au liquide conservateur et est devenu invisible. Aussi, trouvons-nous des espaces vides, non seulement entre les bâtonnets voisins, mais aussi entre les bâtonnets et la strie transversale. Cette bande claire est nécessairement inactive à la lumière polarisée (2).

(1) Voir plus haut, p. 379.
(2) Ibid., p. 361.

XI. *La bande obscure correspond, sur la fibre vivante, à tout l'intervalle qui sépare deux stries transversales; les particularités qu'elle présente, après l'action des réactifs, sont toutes accidentelles.*

Synonymes :

Querscheiben.
Querstreifen (HENSEN).
Hauptsubstanz (HEPPENER, ROLLETT).
Hauptscheibe (LEYDIG).
Querband (MERKEL).
Disque épais ou large (RANVIER).
Disques transversaux (FREDERICQ).

Les FIG. **1**, **2**, **27**, **37**, **38**, **63**, etc., prises sur des fibres musculaires vivantes, la biréfringence de tout l'espace situé entre deux stries transversales FIG. **1'**, **99'**, etc., enfin ce que nous venons de dire sur la nature de l'enchylème myosique, prouvent suffisamment que tout l'intervalle situé entre deux stries est occupé par une substance unique, identique sur tous ses points. Il n'existe donc pas, des deux côtés de la strie, une substance particulière physiquement et chimiquement différente de celle qui forme la bande obscure.

Les nombreuses particularités qui surviennent dans cette bande sous l'action des réactifs coagulants, et dont les FIG. **5**, **13**, **14**, **18**, **44**, **54**, donnent une faible idée, proviennent toutes, sans exception, du mode d'arrangement de l'enchylème myosique autour des trabécules longitudinales. Nous avons assez insisté sur ces détails (1).

XII. *La strie de Hensen n'est pas l'expression optique d'une membrane, ou d'un réseau transversal. Elle est due à des causes très différentes.*

Synonymes :

Nebenlinie (DÖNITZ).
Mittelscheibe (ENGELMANN, NASSE, MERKEL, etc.).
Strie intermédiaire (RANVIER).
Disque médian (FREDERICQ).

Cette strie n'existe que rarement sur la fibre vivante. La FIG. **63** en montre cependant un exemple. Dans cette fibre, elle se présentait comme

(1) Voir p. 323 et 324, p. 365, etc.

une ligne foncée au milieu de la bande obscure et, observée à la lumière polarisée, elle formait une strie obscure au milieu de la bande anisotrope. A quoi correspond cette ligne? Serait-ce une membrane transversale s'étendant dans toute l'épaisseur de la fibre, comme le veulent MERKEL et SACHS? Ou bien répond-elle au réseau transversal de second ordre de RETZIUS, analogue au réseau que nous avons décrit au niveau de la strie transversale?

Il est impossible de répondre à ces questions, sans recourir à l'analyse par les réactifs. Laissons séjourner ces fibres durant un jour dans l'alcool concentré; l'enchylème myosique s'y montre sous la forme de bâtonnets indépendants. Chacun de ces éléments présente en son milieu une partie plus épaisse et plus opaque, faisant saillie sur les bords, FIG. **8**, **44**, **50**, etc. Par la fusion apparente de ces éléments, la ligne obscure de la fibre vivante reparait sur la fibre fixée, mais, à la lumière polarisée, elle est biréfringente. Ajoutons à cette préparation une goutte de potasse à 1 o/o et, après 4 à 5 minutes, lavons-la à grande eau. Tous les bâtonnets ont disparu et il ne reste plus que les trabécules longitudinales, et cependant chacune de celles-ci porte encore un épaississement médian. Cet épaississement n'est pas dû à un reste de myosine non dissoute, car il est tout à fait inactif sur la lumière polarisée.

Chacun de ces épaississements est indépendant de ses voisins; cette sorte de strie de HENSEN ne correspond donc, ni à une membrane, ni à un réseau transversal.

La strie de HENSEN, si rare sur la fibre vivante, est plus fréquente après la coagulation par un réactif durcissant, et surtout après l'action de l'alcool. Dans ces conditions, elle peut être due également aux épaississements des trabécules longitudinales, comme celle que nous venons d'analyser. Mais dans la généralité des cas, elle est d'une toute autre nature. Prenons pour exemple la FIG. **9**. Chaque bâtonnet y présente un épaississement médian. De la fusion latérale de tous les bâtonnets, naitra, au milieu de la bande obscure, une strie de HENSEN. La digestion par la potasse fait disparaître la strie avec les bâtonnets. Elle est donc occasionnée, sur cette fibre, par une accumulation de myosine, et non par un renflement trabéculaire.

D'autres fois, ce sont les extrémités des bâtonnets qui sont le plus épaissies. Dans ce cas, la bande obscure est traversée par une bande plus claire : nouvelle strie de HENSEN. A la lumière polarisée, toute la bande obscure est brillante, mais les extrémités le sont beaucoup plus que la partie

médiane; celle-ci néanmoins renferme de la myosine. Une pareille fibre, soumise à l'action de la potasse diluée, donne, comme la précédente, un réticulum dont les trabécules longitudinales sont dépourvues d'épaississement.

Enfin, il peut aussi arriver que le bâtonnet se coupe entièrement en deux tronçons, séparés par un espace clair, FIG. **12** et **71**. Ici encore la bande obscure sera traversée par une strie de HENSEN; celle-ci est isotrope à la lumière polarisée, comme dans la fibre vivante FIG. **72** et, après digestion, les trabécules ne montrent aucun épaississement.

La strie de HENSEN est donc variable dans sa nature, et due aux causes les plus diverses. Elle n'a d'ailleurs, comme on le voit, aucune importance dans la structure intime de la fibre musculaire striée, si ce n'est dans le cas, assez rare du reste, où elle est produite par un épaississement véritable des trabécules longitudinales.

CHAPITRE II.

MUSCLES DES AILES DES INSECTES.

§ 1. Aperçu historique.

Les muscles des ailes des insectes, appelés aussi *muscles jaunes* (Thoraxmuskeln), ont été choisis comme objet d'étude par un grand nombre d'auteurs. La distance considérable qui sépare les stries transversales, la netteté remarquable de ces dernières, et surtout la facilité avec laquelle ces muscles se divisent en fibrilles, les désignaient naturellement à l'attention des observateurs.

Kühne, Krause, Merkel, Sachs, Grunmach, Engelmann, Wagener, Ranvier, Fredericq, Biedermann et tant d'autres ont décrit ces muscles, et ont appliqué les résultats de leurs recherches à la structure de toute fibre musculaire striée. Nous avons fait connaître leur manière de voir dans l'historique du chapitre précédent. Pour eux, les muscles des ailes des insectes sont constitués de fibrilles complétement indépendantes les unes des autres, et séparées par une substance granuleuse, à laquelle ils ont donné le nom de substance interfibrillaire, et qu'ils identifient avec la substance unissante transversale des éléments charnus des muscles des pattes.

Pour la plupart de ces auteurs, entre les muscles des ailes des insectes et les muscles des pattes, il n'y a qu'une différence tout à fait secondaire : la substance interfibrillaire serait plus abondante dans la fibre des ailes; aussi se débite-elle aisément en fibrilles.

Kühne ne les considérait pas comme de véritables muscles; il leur refusait même la contractilité. Il les regardait comme les restes d'éléments musculaires qui avaient dû jouer un rôle important pendant le développement. Depuis que Weissmann, Merkel, Grunmach, etc. ont observé directement leur contraction, on ne saurait plus douter de leur véritable nature.

§ 2. Observations.

Pour mettre à découvert les muscles qui font mouvoir les ailes, on enlève les élytres et on excise la lame dorsale de la carapace à laquelle ils s'insèrent. On les voit alors comme deux masses jaunâtres situées au-dessus des muscles blancs des pattes. Examinées au microscope, ces masses sont formées d'un grand nombre de faisceaux parallèles, entourés par les ramifications des trachées, et recouverts à certains endroits d'amas granuleux. Il est impossible de voir sur ces faisceaux intacts la striation remarquable que présentent les fibrilles obtenues par une légère dissociation. Les fibrilles de ces faisceaux sont séparées les unes des autres par une rangée de granulations, FIG. **178**. Nous allons examiner séparément ces deux parties du faisceau musculaire, en commençant par l'hydrophile, où nous les avons étudiées spécialement.

I. FIBRILLE.

1° *Fibrille traitée par les réactifs.*

Action de l'alcool.

Chaque fibrille, après avoir été soumise pendant quelques jours à l'action de l'alcool, présente une succession régulière de parties réfringentes et de parties mattes. Les premières constituent les disques obscurs, les secondes correspondent aux disques clairs des auteurs; ces dernières sont traversées en leur milieu par un disque mince et réfringent, FIG. **145**. Le disque obscur et le disque mince, quoique tous deux réfringents à la lumière ordinaire, n'ont pourtant pas un aspect identique : le disque mince est plus brillant. Au niveau du disque obscur, la fibrille est bombée, légèrement gonflée, tandis qu'elle se rétrécit à mesure qu'on s'approche du disque mince; aussi présente-t-elle généralement, à cet endroit, une légère dépression. L'iode en solution et l'hématoxyline colorent vivement le disque obscur et le disque mince; en même temps ces réactifs font mieux apparaître la limite latérale de la fibrille, surtout vis-à-vis de l'espace clair. Sur des fibrilles isolées, on voit nettement une fine ligne longitudinale, allant du disque obscur au disque mince, FIG. **145**, **148**, **151**, **156**, **162**. Tel est l'aspect ordinaire de la fibre chez l'hydrophile.

Cependant, en parcourant quelques préparations, on trouve un grand nombre de fibrilles d'un facies quelque peu différent. Les diverses particu-

larités qu'elles présentent portent sur le disque obscur, ou mieux sur l'espace situé entre deux disques minces.

Tantôt le disque obscur est traversé en son milieu par une ligne transversale assez épaisse, brillante et réfringente, tout à fait semblable au disque mince. Mais, comme le montre la FIG. **148**, la fibrille ne présente pas de dépression à son niveau; elle est bombée comme dans la FIG. **145**. C'est là une des particularités les plus fréquentes; les fibrilles qui les présentent sont presque aussi nombreuses que celles dont les disques obscurs sont entièrement homogènes.

Tantôt une ligne transversale analogue se montre aux deux extrémités de chaque disque obscur, FIG. **151**. Cela est plus rare. Enfin on rencontre quelquefois des fibrilles dont chaque disque obscur présente une strie brillante à la fois au centre et aux extrémités. Comme les FIG. **153**, **154** l'indiquent, ces fibrilles sont très étirées; le disque obscur y est étroit et allongé, et le disque mince fait une légère saillie sur les bords.

Dans tous ces cas, le disque obscur, avec les particularités qu'il présente, forme un tout continu. En abaissant un peu le tube du microscope, on voit les stries disparaître, et le disque présenter un aspect uniforme.

Mais il arrive que la strie qui traverse le disque obscur persiste, quelle que soit la position du foyer; elle est alors matte comme le disque clair lui-même, FIG. **158**.

Il ne faut pas confondre ces deux sortes de stries. Tandis que celle des FIG. **148**, **153**, **154** est brillante lorsqu'on relève le tube du microscope, et s'obscurcit à mesure qu'on le descend, celle de la FIG. **158** est claire et matte, et s'obscurcit à mesure qu'on relève le foyer. En outre, l'iode et l'hématoxyline ne colorent pas cette dernière; après leur action, on voit le disque obscur formé de deux demi-disques colorés et séparés par un espace clair.

On observe souvent une striation plus compliquée. Dans la FIG. **159**, la partie claire est étroite et très élevée; tandis que le disque obscur, petit et épais, fait fortement saillie sur les bords de la fibrille. Une strie transversale matte et persistante traverse le disque. Dans la partie claire on aperçoit, de chaque côté du disque mince, un petit disque brillant et réfringent, séparé du premier et de la partie obscure par un espace mat et homogène. En relevant fortement le tube du microscope, on trouve donc dans cette fibrille, entre deux disques minces, quatre stries brillantes, séparées par des stries obscures; à mesure qu'on descend le tube, celles-ci deviennent

claires, pendant que les premières s'obscurcissent. Après l'action de l'hématoxyline, on trouve de même, à la place du disque obscur, quatre stries colorées, — les deux médianes plus fortement que les autres, — et séparées par des espaces clairs.

Jusqu'ici nous n'avons porté notre attention que sur les différentes stries qui peuvent surgir dans le disque obscur. Lorsqu'on met exactement au point la partie superficielle de la fibrille, on peut observer dans ce disque et le disque mince des particularités plus étranges encore. Au lieu de paraître continus, ces deux disques semblent formés par la juxtaposition de parties séparées les unes des autres. Dans les FIG. **147**, **149**, **152**, **155**, **157**, ces particules correspondent aux stries brillantes; tandis que, dans la FIG. **160**, la strie médiane reste homogène, et ce sont les deux demi-disques qui présentent cette constitution. Sur les mêmes figures, le disque mince montre aussi des granulations juxtaposées; chacune d'elles correspond à une particule des stries voisines, de sorte que tous ces éléments sont superposés dans tous les disques suivant la longueur de la fibrille.

En abaissant le tube du microscope, ces petits corps se fusionnent latéralement, produisant ainsi les disques pleins que nous avons décrits. Nous avons vu, en parlant des muscles des pattes (1), qu'une bande obscure, continue et homogène, se forme de la même manière, par la fusion apparente ou réelle des bâtonnets. Faudrait-il donc considérer chaque fibrille des ailes comme un faisceau de fibrilles plus fines? Pour résoudre cette question, il faut recourir à d'autres méthodes d'observation.

Action des liquides digestifs.

Pour les muscles des ailes nous avons employé les liquides digestifs qui nous avaient donné, dans l'étude des muscles des pattes, les résultats les plus nets, c'est-à-dire l'acide chlorhydrique dilué et la potasse. Vu la délicatesse des fibrilles, nous avons dû mitiger l'action de ces réactifs : l'acide chlorhydrique à 1 0/0 ne peut agir que pendant 8 à 10 minutes; la potasse, employée au titre de 1 0/00, donne d'excellents résultats, après une action de 4 à 5 minutes.

Une goutte de ce dernier réactif, placée sur le bord du couvre-objets, pénètre lentement dans la préparation et n'agit d'abord que sur les fibrilles périphériques; ce sont ces dernières qu'il faut soumettre à l'observation.

(1) Voir plus haut, p. 323

Si compliquée que soit la striation des fibrilles, au sortir de l'alcool, tous les détails du disque obscur disparaissent sous l'action de la potasse. Il ne reste plus qu'une fibrille homogène, nettement limitée, présentant à des intervalles réguliers une strie épaisse et brillante; celle-ci correspond aux disques minces des préparations traitées par l'alcool. Au point où la strie transversale rencontre les fines lignes longitudinales qui limitent la fibrille, elle présente un léger épaississement, FIG. 164, 165, 171. A l'extrémité rompue des fibrilles, les stries transversales manquent souvent, tandis que les lignes longitudinales externes persistent, FIG. 164.

Si l'on fait arriver sur une préparation, ainsi obtenue, une goutte d'hématoxyline, les disques minces se colorent vivement, et tout l'espace situé entre eux prend une légère teinte pourpre. En montant et en descendant le tube du microscope, on voit nettement que cette coloration est due à la présence d'une mince membrane qui entoure circulairement toute la fibrille, et dont les lignes longitudinales externes ne sont que la coupe optique.

Les préparations permettent d'étudier aussi la constitution de la strie transversale. Souvent, par suite des tiraillements que subissent les fibrilles, les disques minces se déplacent et se présentent de face à l'œil de l'observateur FIG. 171 et 172. On voit alors clairement que la strie transversale n'est pas une simple ligne, mais qu'elle est la coupe optique d'un disque plein. L'aspect que celui-ci présente varie suivant la position du foyer. Lorsqu'il est vu de face, la circonférence de ce disque est d'abord seule visible. Mais, à mesure qu'on abaisse le foyer, la partie centrale apparaît. Sur une vue de profil, on n'aperçoit qu'une strie régulière, mais, pendant qu'on presse la vis, cette strie prend insensiblement la forme d'un biscuit, FIG. 171, 172, renflé aux deux extrémités. Toutes ces particularités sont présentées par un globule rouge du sang des mammifères, dans les différentes positions du foyer. Nous pouvons en conclure que le disque mince est plein, et qu'il a une forme biconcave.

Quelquefois, même après digestion, il persiste une strie médiane entre deux disques minces FIG. 173. Cette strie est continue quand la surface de la fibrille est mise au point; mais en descendant le tube on la voit disparaître; elle est alors remplacée par un petit épaississement porté par les lignes limites de la fibrille. En montant et en descendant successivement le tube du microscope, on acquiert bientôt la conviction que cette strie ne correspond pas à un disque, analogue au disque mince; elle est produite par un épaississement circulaire de la membrane fibrillaire, FIG. 174.

2° *Fibrille vivante.*

Dans un faisceau musculaire, pris sur l'animal vivant, et dissocié dans une goutte de plasma, les fibrilles sont homogènes dans toute leur étendue. On n'y voit que des traces de la striation décrite plus haut, mais celle-ci apparaît après l'addition d'une goutte d'eau ou d'un réactif quelconque. Sous l'action de l'iode, la striation se marque aussi ; les disques obscurs et les disques minces sont colorés en jaune. Par suite des tiraillements auxquels la fibrille est soumise pendant la dissociation, la fine membrane qui l'entoure se rompt quelquefois. On voit alors sortir, à l'endroit lésé, la substance qui constitue le disque obscur. La FIG. **175** montre ce phénomène en deux endroits différents; on voit également, en dehors de la fibrille, quelques gouttelettes brillantes et réfringentes, colorées en jaune par l'iode, et qui proviennent des disques obscurs d'une fibrille déchirée, FIG. **176**.

Examen à la lumière polarisée.

Le cube obscur est la seule partie active à l'appareil de polarisation, tant sur la fibrille vivante, que sur celle où les albuminoïdes ont été coagulés par un réactif durcissant.

II. GRANULATIONS.

Les granulations interfibrillaires ont une forme allongée, FIG. **178**. Elles résistent aux différents réactifs dissolvants : acide chlorhydrique, potasse diluée, liquides digestifs artificiels, etc., appliqués d'après les méthodes que nous avons décrites. Elles se colorent en jaune par l'iode, et sont sensibles à la coloration par l'hématoxyline.

III. FAISCEAUX.

Les fibrilles, ainsi constituées, et séparées les unes des autres par les granulations interfibrillaires, sont réunies en faisceaux volumineux. Une coupe transversale, comme celle qui est représentée dans la FIG. **177**, nous montre la coupe des fibrilles constitutives et des nombreux noyaux qui leur sont interposés. Les faisceaux musculaires des ailes de l'hydrophile sont dépourvus de sarcolemme. Ils sont séparés les uns des autres par une rangée de grosses cellules graisseuses d'un aspect tout particulier. Ces cellules, très volumineuses, renferment un beau noyau central. De la mince couche de protoplasme qui entoure ce noyau, on voit partir, dans toutes les directions, de gros cordons protoplasmatiques circonscrivant les gouttelettes de graisse, FIG. **183**. C'est entre ces cellules que courent les ramifications des trachées.

§ III. Interprétation et Conclusions.

I. Chez l'hydrophile la fibrille musculaire est formée de deux parties distinctes, correspondant aux deux éléments de la fibre des pattes.

L'une est organisée en tube cylindrique, à paroi mince et délicate; ce tube est divisé en cases musculaires par des membranes transversales complètes, se répétant à des intervalles réguliers. Cette substance est réfractaire vis-à-vis des différents réactifs dissolvants. La seconde est une substance amorphe, remplissant entièrement les cases musculaires de la fibrille vivante, au point de cacher même la striation transversale. Sous l'ation des réactifs durcissants, elle se rétracte et se coagule; on voit alors, de chaque côté de la strie transversale, un espace clair. Elle est soluble dans les liquides digestifs artificiels et dans les dissolvants ordinaires de la myosine : l'acide chlorhydrique, la potasse diluée appliquée soit à frais, soit après coagulation par l'alcool.

Ces deux parties constitutives de la fibrille musculaire correspondent l'une au réticulum plastinien, l'autre à l'enchylème myosique de la fibre des pattes. Elles jouissent absolument des mêmes propriétés optiques, physiques et chimiques.

C'est à l'action des réactifs qu'il faut rattacher les particularités diverses que nous avons décrites dans la fibrille musculaire des ailes. On se rappelle qu'il en était ainsi également dans les muscles des pattes.

II. Le disque mince est un disque plein; il forme une membrane transversale complète.

Cela ressort avec une entière évidence des FIG. **171** et **172**, dans lesquelles ce disque se présente de face. Nous avons dit plus haut, p. 401, que les bords en sont plus épais que la partie centrale, c'est-à-dire qu'il a une forme biconcave.

C'est KRAUSE, le premier, qui a signalé l'existence de cette membrane transversale complète; il s'est appuyé sur ce fait pour admettre une pareille membrane dans toute fibre musculaire, au niveau de la strie transversale. Nous connaissons la véritable interprétation qu'il faut donner à cette dernière (1).

(1) Voir au Chapitre précédent, p. 386 et 387.

Nous croyons superflu de discuter, avec KRAUSE, la question de savoir à laquelle de deux cases voisines appartient ce disque. Pour nous, qui considérons la fibrille, et non la case musculaire, comme l'élément dernier et constitutif du muscle des ailes, cette question n'a aucune importance. La membrane transversale existe, et elle sépare complétement l'une de l'autre deux cases adjacentes.

Cette membrane est simple. C'est assez dire que nous ne pouvons y admettre, avec MERKEL et SACHS, la présence de deux membranules distinctes (Endplatten, Endscheiben), réunies par une substance unissante longitudinale (Kittsubstanz).

WAGENER nie l'existence de cette cloison. Pour lui, la strie est formée par la fusion de plusieurs particules anisotropes, qu'il considère comme les éléments constitutifs de tout le contenu fibrillaire. La résistance de cette membrane aux liquides digestifs prouve qu'il n'en est pas ainsi, car les particules anisotropes sont dissoutes par ces réactifs.

III. La limite latérale de la fibrille est la coupe optique d'une membrane.

L'aspect des préparations obtenues par l'action des liquides digestifs, et leur mode de coloration sous l'influence de l'hématoxyline prouvent ce fait d'une façon irréfutable. Au moment où la matière colorante arrive à la fibrille, on voit cette dernière, encore incolore, trancher nettement sur le fond pourpre de la préparation. Elle est incolore dans toute son étendue; preuve évidente qu'il existe, à la limite de cette fibrille, un obstacle à la pénétration de la matière colorante. Ce stade ne dure qu'un instant. Bientôt l'hématoxyline se fixe sur les disques minces, et colore d'une manière uniforme l'espace intermédiaire. Relève-t-on fortement le tube du microscope, tout l'intervalle situé entre deux stries est pourpre, et la partie ainsi colorée présente latéralement des limites parfaitement marquées. A mesure qu'on presse la vis micrométrique, le fond pourpre disparaît momentanément, pour faire place à une ligne longitudinale de même couleur, de chaque côté de la fibrille; puis le fond pourpre réapparaît. Il n'y a qu'un tube membraneux et cylindrique qui puisse produire ces aspects variés. Pendant le jeu de la vis, on voit d'abord la paroi supérieure, puis la coupe optique des parois latérales, et enfin la paroi inférieure de ce tube. D'ailleurs, l'aspect de l'extrémité rompue d'une fibrille FIG. **164**, de même que l'aspect de certaines fibrilles dont la paroi a été déchirée, comme on le voit nettement sur les FIG. **168** et **169**, prouvent également cette manière de voir.

Krause, Merkel, Sachs, etc., ont donc bien vu et bien interprété ce détail de la fibrille des ailes.

IV. La strie médiane du disque obscur n'est pas la coupe optique d'une membrane transversale.

Nous avons fait remarquer, en parlant des préparations fixées par l'alcool, une ligne transversale, occupant le milieu du disque obscur sur beaucoup de fibrilles. Tantôt brillante lorsque le tube du microscope est relevé, cette ligne se confond avec le disque lui-même, à mesure qu'on abaisse le foyer; tantôt, obscure d'abord, elle devient ensuite brillante, et elle reste visible quelle que soit la position du foyer.

C'est Merkel le premier qui fit connaître l'existence de cette strie dans les fibrilles des ailes des insectes. Il la considéra comme la coupe optique d'une membrane transversale, analogue à celle qui forme le disque mince de Krause; il fut suivi par Sachs dans cette manière de voir. L'un et l'autre et, après eux, tous les auteurs qui ont parlé de cette strie, ont confondu les deux aspects que nous venons de signaler; ils les ont rapportés à une cause unique : l'existence d'une membrane transversale. Et pourtant cette différence dans les propriétés optiques correspond, comme nous allons le voir, à une différence dans la structure.

Voyons d'abord à quoi est due la première de ces stries.

Sur les fibrilles traitées par la potasse, après fixation par l'alcool, cette strie persiste fig. 174, 180 et 181; elle n'est donc pas un produit du disque obscur. Sur la fibrille digérée on la voit disparaître, à mesure qu'on descend le tube du microscope; mais, au lieu d'être droites et régulières, comme dans les fibrilles où cette strie n'existe pas, les lignes latérales portent un léger épaississement fig. 174, 180, 181. Les deux épaississements opposés d'une même fibrille n'ont aucune liaison transversale directe. Si l'on remonte ou si l'on descend doucement le tube, on voit la strie reparaître insensiblement et reprendre son aspect primitif. L'étude attentive d'un grand nombre de préparations nous a amené à cette conclusion : *la membrane périphérique de la fibrille porte souvent, à égale distance de deux disques minces, un épaississement circulaire, un bourrelet qui proémine à l'intérieur même de la fibrille.* Quand on ne met au point qu'une des surfaces de la fibrille vivante ou fixée, on voit la strie continue; elle est brillante, comme le disque mince lui-même, parce que tous deux sont formés par une même substance. On la fait disparaître en pressant la vis, parce que la strie

n'occupe pas le centre du disque obscur, c'est-à-dire qu'elle n'est pas un disque plein.

La seconde sorte de strie est d'une tout autre nature.

On ne retrouve plus cette strie sur les fibrilles digérées. Elle provient donc de l'enchylème myosique. Mais, comme on ne l'observe jamais sur la fibrille vivante, on doit admettre qu'elle est due à l'action des réactifs coagulants sur la myosine. Reprenons la fibrille des FIG. 158 et 159. L'aspect de ses stries et la manière dont elles se comportent, sous l'action des réactifs colorants, prouvent qu'elles jouissent exactement des mêmes propriétés que l'espace clair qui avoisine le disque mince. Il faut en conclure que la strie médiane a la même orgine que le disque clair, qu'elle correspond, par conséquent, à un espace de la case musculaire, vide de myosine et occupé par le liquide conservateur. Le disque obscur au lieu de se coaguler en une masse unique, s'est divisé en deux demi-cubes, sous l'action des réactifs durcissants.

La membrane transversale décrite par MERKEL et SACHS n'existe donc pas à ce niveau.

V. Les différentes particularités présentées par la fibrille, après l'action de l'alcool, sont accidentelles.

Dans la fibrille, prise sur l'animal vivant et examinée directement dans une goutte de plasma, on ne trouve aucune trace ni du disque clair, ni des diverses stries que nous avons décrites dans le disque obscur, après l'action d'un réactif coagulant. Les disques minces sont seuls vaguement saisissables; tout le reste est homogène; l'enchylème myosique occupe entièrement l'espace qui sépare deux membranes transversales voisines. De temps en temps, on trouve cependant au milieu du disque obscur une strie médiane : celle qui est due à un épaississement en bourrelet de la membrane fibrillaire. Par l'action des réactifs durcissants les albuminoïdes de l'enchylème se coagulent; toutes les nouvelles stries qui surviennent sont dues au mode suivant lequel se fait cette coagulation; elles sont donc de nature myosique. Un fait capital le prouve : leur dissolution totale dans tous les liquides digestifs.

Ainsi, les prismes musculaires des cases, décrits par tous les auteurs, ne sont pas des éléments naturels de la fibrille vivante; ce sont des *productions artificielles*. Il n'existe dans la fibrille vivante qu'un enchy-

lème myosique, semi-liquide ou pâteux, qui en remplit totalement chacune des cases.

VI. La fibrille musculaire ne correspond pas à une colonnette; elle est le dernier élément constitutif des muscles des ailes de certains insectes.

Nous avons vu que, sous l'action de l'alcool, la plupart des fibrilles présentent, à une position déterminée du foyer du microscope, une fine striation longitudinale, et nous nous sommes posé la question suivante (1) : faut-il, avec Kölliker, Krause, Wagener, Fredericq, Leydig, Ranvier, etc., considérer chaque fibrille comme un faisceau de fibrilles plus fines? Le moment est venu de résoudre cette question.

Pour y parvenir il faut recourir aux digestions artificielles. Car, si ces fibrilles plus fines existent, la disparition de l'enchylème myosique doit les faire apparaître avec la plus grande clarté. Malgré tous les soins que nous avons apportés à opérer aussi délicatement que possible, nous n'avons jamais rencontré, dans nos nombreuses préparations, le moindre indice de cette structure particulière, Toutes les images que l'on obtient sont identiques à celles qui sont reproduites dans les FIG. **164** à **174**. Entre deux disques minces il n'existe qu'une fine membrane homogène et périphérique; toutes les cases sont vides.

L'extrémité déchirée de la fibrille ne présente d'ailleurs jamais de fibrilles plus fines. Le disque mince ne porte jamais non plus le moindre vestige des fibrilles qui devraient le traverser. Ainsi, la fibrille se montre partout comme un tube cylindrique, traversé à intervalles réguliers par un disque plein. Nous nous croyons donc en droit de conclure que la fibrille musculaire est simple, et qu'elle constitue la partie élémentaire du muscle.

Mais alors à quoi faudrait-il attribuer la striation particulière des FIG. **147**, **149**, **152**, **155**, **157**, **160** et **161**? Nous savons que chaque case musculaire est remplie par un liquide albumineux homogène. Sous l'action de l'alcool, les substances dissoutes se précipitent. Nous avons étudié ce phénomène dans les muscles des pattes. Dans les muscles des ailes les conditions de cette précipitation ne sont plus les mêmes. L'enchylème myosique n'est plus traversé par des trabécules longitudinales, il se trouve enfermé dans une case close de tous côtés. Les substances albuminoïdes coagulées se précipiteront soit sur les parois, soit à l'intérieur des cases. Si

(1) Plus haut, p. 400.

l'enchylème est riche en albumines, le coagulum épais formera, au milieu de chaque case musculaire, un seul cube central, ou plusieurs petits cubes séparés et produisant les stries transversales diverses que nous avons signalées plus haut. Mais si les albuminoïdes ne sont pas si abondants, ils se déposeront sur la paroi de la fibrille. Dans ce dernier cas, les parois se plisseront inévitablement, sous la moindre traction longitudinale; tandis que, dans le premier, ce plissement ne saurait se produire, à cause de la résistance des cubes solides et pleins. Or, ces plis peuvent être la cause de la fine striation remarquée par les auteurs, et qui leur a fait admettre l'existence de colonnettes musculaires. Cependant, nous l'avons dit, et nos figures le prouvent, toutes les fibrilles qui portent une striation longitudinale ne se trouvent pas dans ces conditions d'étirement. On peut alors recourir à une autre explication. Sous l'action des réactifs, l'enchylème myosique diminue de volume, la case musculaire devient trop grande, et sa membrane se plisse. Cette explication a le mérite de la simplicité. Dans tous les cas, quelle que soit la cause à laquelle on doive rattacher les stries longitudinales, il est certain que ces stries sont accidentelles et occasionnées par les réactifs. Jamais, en effet, on ne constate leur existence, ni sur les muscles vivants, ni sur les fibrilles soumises aux digestions.

VII. Le faisceau musculaire des ailes est l'analogue d'une fibre des pattes.

La fibre musculaire striée est formée des éléments suivants : un réticulum, un enchylème, des noyaux plus ou moins abondants, et entourés d'une quantité plus ou moins grande de protoplasme ordinaire, enfin, un sarcolemme enveloppant toutes ces parties, et les séparant d'une façon complète des éléments musculaires voisins. La fibre musculaire striée forme ainsi un tout indépendant.

En étudiant les muscles des ailes, sur des coupes faites à travers un grand nombre de faisceaux réunis, il est possible d'y retrouver les mêmes éléments et la même indépendance. Prenons, par exemple, la coupe du dytique représentée dans la FIG. 182, ou celle de l'hydrophyle, FIG. 177. Chaque faisceau musculaire est complétement séparé de ses voisins : ici, par une rangée de cellules graisseuses; là, par une membrane ou sarcolemme. A l'intérieur de cette enveloppe cellulaire, on trouve des noyaux nombreux, situés exclusivement sous le sarcolemme FIG. 182, ou éparpillés dans tout

le faisceau FIG. 177. Enfin, on voit un réticulum musculaire, représenté par la coupe des fibrilles, et un enchylème myosique.

Tout ce qui caractérise la fibre musculaire striée des pattes se retrouve donc dans un faisceau musculaire des ailes.

Il y a entre eux, il est vrai, une différence fondamentale de structure au point de vue anatomique, : le réticulum, au lieu de former un tout continu, se trouve séparé en fibrilles indépendantes; mais au point de vue physiologique, cette différence ne peut avoir une bien grande importance.

Autres Arthropodes.

La structure fibrillaire, dont nous venons de décrire le type dans l'hydrophyle, nous l'avons retrouvée avec les mêmes caractères dans les muscles des ailes de la mouche ordinaire, du hanneton, du dytique, etc., du moins en ce qui concerne les fibrilles et les granulations. Nous avons cru inutile de reproduire toutes les images obtenues chez ces insectes, après l'action des différents réactifs, ces images étant identiques à celles de l'hydrophile. Le lecteur pourra s'en convaincre en jetant les yeux sur les FIG. 178 à 181 qui représentent des fibrilles de la mouche ordinaire, après leur digestion par la potasse diluée. Il y retrouvera le tube membraneux et les cloisons transversales complètes, dont nous avons signalé l'existence chez l'hydrophile.

La réunion des fibrilles en faisceaux existe aussi dans tous ces muscles. Mais ces faisceaux ne présentent pas toujours les mêmes caractères. Ainsi, par exemple, chez le dytique, chaque faisceau est enveloppé par une membrane externe ou sarcolemme; en outre, les noyaux ont quitté le centre du faisceau, pour venir se placer sous la membrane. Les cellules graisseuses observées chez l'hydrophile font aussi défaut. Tous ces détails sont clairement indiqués par la FIG. 182.

Les fibrilles n'existent pas dans les muscles des ailes de *tous* les insectes. Le lecteur l'aura remarqué, nous avons eu soin d'insinuer, à plusieurs reprises, que la distinction entre la structure des muscles des pattes et de ceux des ailes ne se rapporte qu'à *certains insectes*. En effet, les muscles des ailes d'un grand nombre de lépidoptères : *Vanessa polychloros*, *Vanessa urticæ*, *Noctuela*, etc., ceux de la taupe-grillon *(Gryllotalpa)* et beaucoup d'autres présentent une structure identique à celle des muscles des pattes.

Les FIG. **184** à **193** représentent des muscles de cette espèce, soit après l'action de réactifs durcissants, FIG. **184**, **187** et **191**, soit après digestion par la potasse FIG. **189**, **192** et **193**, ou par l'acide chlorhydrique FIG. **185**, **186** et **188**. De la comparaison de ces figures avec celles qui se rapportent aux muscles des pattes, il ressort clairement que les mailles du réticulum des muscles des ailes sont généralement plus petites, tandis que le réticulum lui-même est plus gros et plus résistant; la trabécule longitudinale porte aussi presque toujours, dans sa partie médiane, un épaississement qui, à première vue, pourrait faire croire à l'existence d'une strie intermédiaire. Malgré ces différences, la structure générale de ces deux espèces de muscles se ramène à un seul et même type.

Nous n'avons pas examiné les fibres musculaires des ailes d'un nombre suffisant d'insectes, pour pouvoir dire si quelque loi préside à la distribution de ces deux espèces de muscles; ce mémoire est d'ailleurs consacré exclusivement à l'étude de la structure interne de la fibre musculaire striée. Nous sommes loin cependant de méconnaître l'intérêt et l'importance d'une semblable étude. Aussi nous avons commencé à recueillir les matériaux nécessaires pour résoudre cette question, et nous nous proposons d'en faire l'objet d'un travail ultérieur.

DEUXIÈME PARTIE.

ÉTUDE DE LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉ A L'ÉTAT DYNAMIQUE.

§ I. Historique.

La manière d'interprêter les phénomènes intimes, qui surviennent dans la fibre musculaire striée pendant sa contraction, varie, pour les différents auteurs, d'après l'idée qu'ils se sont faite de sa structure organique. Aussi longtemps que les théories de SCHWANN et de BOWMAN dominèrent dans la science, la plupart des auteurs, depuis PRÉVOST et DUMAS jusqu'à BRÜCKE, attribuèrent le raccourcissement de la fibre et son augmentation en diamètre au plissement en zigzag, soit des fibrilles, soit des éléments charnus.

BRÜCKE fut le premier qui osa battre en brèche cette manière de voir. Nous avons vu qu'il considère chaque élément charnu comme un aggrégat de particules plus petites, de forme et de grandeur constantes : les derniers éléments constitutifs de toute fibre musculaire striée. C'est dans ces disdiaclastes, et surtout dans les modifications qui s'y produisent, qu'il chercha la cause de la contraction musculaire. Quand le muscle est au repos et en état d'extension, c'est-à-dire quand les disques présentent leur plus grande hauteur, les disdiaclastes, d'après lui, sont groupés en séries longitudinales ou en colonnes. Mais quand la contraction survient, le faisceau primitif devient plus court et plus épais, parce que tous les disques subissent une modification dans le même sens : les disdiaclastes qui les constituent changent de position et se présentent de front. Grâce à ce mécanisme, la hauteur du disque et, par suite, la longueur du faisceau musculaire diminue; en même temps le diamètre du muscle augmente, à cause du gonflement transversal des disques constituants.

Mais c'est surtout à partir de 1868 que les théories sur la contraction musculaire se multiplient, avec les nombreux travaux qui ont pour but d'élucider la structure intime de la fibre.

Théorie de Krause (1868). Pour KRAUSE tout le mécanisme de la contraction musculaire consiste dans le déplacement du liquide (Muskelkästchenflüssigkeit); ce liquide abandonnerait la membrane basale de chaque case musculaire, pour venir se loger entre le prisme (Muskelprisma) et la membrane latérale; de là, l'élargissement de la fibre. En même temps, les cloisons supérieure et inférieure de la case s'appliquent contre les faces correspondantes du prisme; de là, le raccourcissement de la fibre. L'élément musculaire (*sarcous element*) ne joue donc aucun rôle essentiel dans la contraction; il devient, comme le remarque fort bien RANVIER, un simple flotteur.

Cette théorie fut généralement adoptée en Allemagne. Mais bientôt HENSEN appela l'attention sur une strie nouvelle située au milieu de la bande obscure. MERKEL la considéra comme une cloison transversale, divisant en deux compartiments la case musculaire de KRAUSE. La théorie de ce dernier fut regardée comme incompatible avec les faits.

Théorie de Merkel (1872). D'après MERKEL, chaque moitié d'un prisme musculaire de KRAUSE se mélangerait, pendant la contraction, au liquide contenu dans la demi-case correspondante, la striation disparaîtrait, et la fibre deviendrait homogène pendant quelques instants (Zwischenstadium). Ensuite la substance du prisme viendrait s'accumuler contre la cloison terminale (Endscheiben), et la striation reparaîtrait (Umkehrungsstadium). La partie obscure de la fibre, celle qui est traversée par la strie de HENSEN, est ainsi devenue claire, tandis que la partie claire primitive, occupée maintenant par la substance contractile, est devenue obscure. Il se produirait donc, pendant la contraction, une *inversion de la striation*, résultant du déplacement de la substance biréfringente. Celle-ci joue donc *un rôle actif* dans la contraction. Mais quelle est la cause de ce déplacement? La substance du prisme musculaire trouve-t-elle en elle-même la force nécessaire pour se déplacer, ou ne fait-elle que céder à une impulsion du dehors? L'auteur se tait sur ce point. MERKEL et KRAUSE appellent la substance anisotrope, *substance contractile*, mais sans prouver que la partie isotrope ne joue qu'un rôle *passif* dans la contraction.

Théorie d'Engelmann (1873). ENGELMANN considère la substance anisotrope comme le siége exclusif de la contractilité. La substance isotrope n'est pas liquide comme le pensaient KRAUSE et MERKEL; elle est formée de parties, appartenant aux différentes fibrilles, identiques entre elles et

gonflées jusqu'à contact latéral. Elle n'a aucune fonction dans la contraction. Elle est élastique, de même que la strie transversale, mais elle agit seulement en s'opposant au raccourcissement.

Le volume d'un segment musculaire reste aussi invariable que le volume total du muscle pendant la contraction. Mais comme le volume de la substance isotrope diminue, à mesure que celui de la substance anisotrope augmente, et que ce phénomène est constant, il faut bien que l'une gagne exactement ce que l'autre perd. Aussi ENGELMANN admet-il que, pendant la contraction, une certaine quantité de liquide est exprimée de la substance isotrope, et absorbée par la substance contractile.

Quelle est la cause première qui détermine ce gonflement de la substance biréfringente aux dépens de la substance isotrope? Pour répondre à cette question, l'auteur suppose la substance contractile constituée de particules plus petites, éléments ou molécules cylindriques ou prismatiques, ayant leur grand axe parallèle à celui de la fibre, et séparées les unes des autres par une mince couche liquide. Pendant la contraction, ces *molécules hypothétiques* (1) se gonflent considérablement, et tendent à prendre la forme sphérique; leur diamètre longitudinal diminue pendant que leur diamètre transversal s'accroît proportionnellement, et cela, aux dépens de la substance isotrope. Ainsi s'expliquent, d'après l'auteur, les changements de forme de la substance biréfringente. Pendant ce processus la substance isotrope s'obscurcit à mesure que la substance anisotrope (la strie de HENSEN exceptée) devient plus claire et plus transparente. Il se produit donc une inversion de la striation (Umkehrungsstadium), qui succède à un stade homogène intermédiaire (Uebergangsstadium).

Mais ces modifications dans les propriétés optiques n'existent qu'à la lumière ordinaire; à la lumière polarisée on retrouve les bandes obscures et claires, à tous les stades de la contraction. Il n'y a donc pas, comme KRAUSE et MERKEL l'admettent, de changement de place entre les substances contenues dans la case musculaire. La substance isotrope reste où elle est,

(1) Ces « *molécules contractiles hypothétiques* » ne doivent pas, d'après l'auteur, être confondues avec les *disdiaclastes*, vu qu'elles changent de forme; ni avec les *sarcous elements*, vu que chacun de ceux-ci s'étend dans toute la hauteur de la bande et est, par conséquent, formé de trois parties, correspondant aux deux demi-disques obscurs (Querscheiben) et à la strie de HENSEN (Mittelscheibe). Elles ne correspondent pas non plus à *une* de ces trois parties de l'élément charnu (Querscheibe), car, dans le muscle au repos, la longueur de ces parties équivaut tout au plus à 2 ou 3 fois leur largeur; tandis que les molécules contractiles, en devenant sphériques, doivent amener un raccourcissement de 90 o/o de toute la fibre, c'est-à-dire de 75 à 80 o/o d'un seul disque obscur. Il faut donc que ces molécules aient, dans le muscle au repos, une forme très allongée.

mais elle diminue de volume et elle s'obscurcit, par suite de la perte d'eau qu'elle subit. La substance contractile ne se meut pas davantage; elle augmente de volume et elle devient de plus en plus claire, parce qu'elle absorbe une certaine quantité d'eau. L'aspect de ces substances à la lumière ordinaire et dans le muscle au repos est tout-à-fait relatif, il dépend de leur richesse en eau. Cet aspect change pendant la contraction, parce que des variations se produisent dans la quantité d'eau qu'elles renferment. On ne peut conclure de la diversité d'aspect à un changement de place de ces substances.

Théorie de Schäfer (1873). SCHÄFER distingue, dans la partie striée de la fibre musculaire, une substance fondamentale biréfringente et contractile, dans laquelle sont enclavés des éléments en forme de bâtonnets (muscle-rods), isotropes et épaissis à leurs extrémités. Pendant la contraction, la substance contractile, située entre deux éléments voisins, se raccourcit suivant l'axe de la fibre, tout en se gonflant dans la direction transversale; le corps du muscle-rod est comprimé, et sa substance va s'accumuler dans les extrémités renflées. L'onde de contraction étant passée, la fibre retourne au repos; les éléments s'allongent aux dépens des têtes, qui diminuent proportionnellement de volume.

Krause. En 1873 KRAUSE modifia quelque peu la théorie qu'il avait émise en 1868. Il considère le prisme musculaire comme un faisceau de petits bâtonnets (Muskelstäbchen); la partie liquide, en se déplaçant pendant la contraction, va se loger entre ces bâtonnets, et produit le gonflement de la fibre en les écartant les uns des autres. La longueur de ces éléments reste invariable (contra ENGELMANN), mais leur largeur augmente. Pour expliquer le mécanisme de la contraction, il suffit, d'après l'auteur, d'admettre que ces bâtonnets sont des corps solides, de forme constante et susceptibles de se rapprocher dans le sens longitudinal, sous l'influence de courants galvaniques.

L'inversion de la striation décrite par MERKEL et ENGELMANN n'est qu'apparente. La substance isotrope *parait* plus obscure, et la substance anisotrope plus claire; mais les stries obscures ne sont que des plis du sarcolemme.

Théorie de Fredericq (1875). FREDERICQ admet l'inversion de la striation de MERKEL et d'ENGELMANN. Sa manière d'interpréter les phénomènes de la contraction est à peu près celle de MERKEL. - Les phénomènes de

« transposition des parties claires et obscures s'expliquent assez bien, « dit-il (1), en admettant l'existence de particules biréfringentes, solides, de « grandeur constante; les disdiaclastes de Brücke, enfermées dans chaque « segment de fibrille au sein d'une substance isotrope plus molle, plus « aqueuse pour ne pas dire liquide. Les disdiaclastes, situés pendant le *stade* « *de repos* au centre du segment où ils constituent les disques transversaux, « quitteraient, pendant le *stade intermédiaire*, leur place pour se répandre « uniformément dans la substance isotrope. Dans le stade de contraction « complète, *stade de retournement*, ils se rassembleraient autour des disques « intermédiaires, tandis que la substance isotrope viendrait occuper le milieu « du segment musculaire. »

Pour ce savant, le disque intermédiaire (strie transversale) seul semble jouer un rôle passif durant la contraction; il servirait simplement à limiter les mouvements des parties obscures et claires contenues dans le segment musculaire. Toutes les autres parties comprises entre deux disques inactifs prennent une part active, contrairement aux opinions de Krause, de Merkel, d'Engelmann et de Schäfer, qui ne considèrent comme substance musculaire *active* que la substance anisotrope seule.

Théorie de Ranvier (1875). D'après Ranvier les disques épais sont les seules parties contractiles; les disques minces et les espaces clairs n'ont qu'une fonction purement mécanique. Une fibre musculaire revenue sur elle-même, par contraction ou par rétraction, ne montre pas les bandes claires; celles-ci ne sont visibles que sur le muscle tendu. De ce fait, l'auteur tire la conclusion suivante : la substance qui forme les espaces clairs se déplace dans la masse du muscle avec une grande facilité, et d'une manière tout-à-fait indépendante de la contraction elle-même. Les espaces clairs correspondent donc à une substance élastique, qui tend constamment à rapprocher, avec une certaine force, les disques minces des disques épais, tant dans l'état de repos que pendant la contraction du muscle.

Lorsque la contractilité des disques épais est mise en jeu, ils tendent à prendre la forme sphérique, et, comme ce sont des bâtonnets allongés dans le sens du grand axe de la fibre, leur état de contraction doit toujours produire un certain raccourcissement du muscle. Ce raccourcissement sera considérable si les disques épais, au moment de la contraction, perdent de leur masse en abandonnant une partie du plasma qui les imbibe. Celui-ci,

(1) Fredericq : *Génération et Structure du tissu musculaire*. Bruxelles, 1875, p. 50.

en se répandant sur les côtés du disque épais, concourt pour une grande part à l'accroissement du diamètre transversal de la fibre.

Le phénomène essentiel est donc le changement de forme et de volume du disque épais. L'inversion de la striation n'existe pas.

Fredericq. (1876). En 1876, FREDERICQ étudie les phénomènes de la contraction par la mensuration de la hauteur des segments musculaires des fibres de l'hydrophile. Plus les disques intermédiaires sont rapprochés, plus le muscle est avancé dans sa contraction. A l'aide de ces données, il a dressé un schéma de la contraction musculaire, et a formulé des conclusions, dont quelques-unes sont contraires aux idées qu'il avait émises un an auparavant. L'inversion de la striation existe à la lumière ordinaire, mais elle n'apparait plus à la lumière polarisée (contra MERKEL). Le muscle contracté, vu à l'appareil de polarisation, présente à peu près la même image qu'à la lumière ordinaire, mais comparées au muscle au repos, et examinées à la lumière ordinaire, les deux images sont inverses.

Pour expliquer ce fait, l'auteur ne trouve que deux hypothèses.

« Ou bien, dit-il, les phénomènes de polarisation n'ont ici aucune importance, et ne doivent pas être pris en considération; ou bien, la structure de la fibre musculaire striée serait encore plus compliquée qu'on ne l'admettait jusqu'ici. Les disques obscurs anisotropes contiendraient au moins deux substances : l'une obscure, se colorant par l'hématoxyline, et changeant de place pendant la contraction; l'autre agissant sur la lumière à la façon d'un cristal biréfringent, et occupant *toujours* le milieu du segment musculaire. Peut-être la teinte foncée, que prennent les extrémités du segment musculaire pendant la contraction, est-elle due à l'apparition d'une substance nouvelle, obscure, se colorant par l'hématoxyline, et disparaissant aussitôt que la contraction cesse (1). »

Merkel (1881). Cette seconde hypothèse de FREDERICQ a été reprise par MERKEL, en 1881, dans un travail où il apporte certaines modifications à son ancienne théorie.

La bande obscure du muscle au repos est, de fait, constituée de deux substances différentes, qui se comportent d'une manière indépendante pendant la contraction. L'une, obscure à la lumière ordinaire, est monoréfringente à la lumière polarisée; elle se colore par l'hématoxyline et

(1) FREDERICQ : *Note sur la contraction des muscles striés de l'hydrophile;* Bulletins de l'Acad. royale de Belgique, mars, 1876.

change *toujours* de place pendant la contraction. Merkel l'appelle pour ce motif : *substance kinétique*. L'autre est claire et transparente à la lumière ordinaire, biréfringente à la lumière polarisée. Il la nomme *substance disdiaclastique*. C'est à elle qu'il faut attribuer les différences d'aspect que présentent les muscles contractés à l'appareil de polarisation. Car, tantôt elle suit complétement le déplacement de la substance kinétique, tantôt elle se déplace moins énergiquement que cette dernière. Tantôt enfin elle se déplace peu; elle s'arrête au milieu du segment musculaire, et laisse la substance obscure continuer seule son chemin.

Ainsi s'expliqueraient les différences qui existent entre les observations d'Engelmann, de Fredericq et de Merkel. L'inversion de la striation existe toujours à la lumière ordinaire (Engelmann, Fredericq, Merkel), parce que la substance kinétique, qui produit les bandes obscures, se déplace dans toute contraction. La lumière polarisée ne la révèle pas dans tous les cas; en effet la substance biréfringente ou disdiaclastique ne suit pas toujours les mouvements de la substance kinétique. Si Engelmann et Fredericq n'ont pas observé l'inversion à la lumière polarisée, c'est que, dans les muscles qu'ils ont examinés, la substance biréfringente ne se déplaçait guère. Quant à Merkel, l'appareil de polarisation tantôt lui montrait l'inversion, tantôt non, ou enfin il n'accusait qu'un commencement d'inversion : dans ces muscles, la substance disdiaclastique se déplaçait entièrement, ou ne se déplaçait pas, ou s'arrêtait à mi-chemin.

La substance isotrope des auteurs joue un rôle passif; elle est absorbée par la substance biréfringente. L'auteur lui donne le nom de *substance plasmatique*.

La substance kinétique est la substance principale du muscle; seule, elle suffit à produire la contraction. Son déplacement pourrait s'expliquer par une force magnétique, se produisant dans la strie transversale et attirant la substance obscure.

Un grand nombre d'autres théories ont été émises pour expliquer les phénomènes intimes de la contraction musculaire; elles se rapprochent plus ou moins de celles que nous venons d'analyser. Ainsi celles de Flögel, de Nasse, de Dwight se rapprochent plus ou moins de la théorie d'Engelmann, tandis que celles de Sachs et de Todd ont assez de points de rapprochement avec la théorie de Merkel. Une théorie singulière a été avancée par Newman en 1877.

Théorie de Newman (1877). Cet auteur croit que, dans le muscle au repos, l'élément musculaire (case musculaire) renferme de la graisse combinée, en solution dans le plasma musculaire; aussi, dans cet état, il n'existe aucune trace de stries longitudinales ni transversales, et toute la fibre est biréfringente. Survient-il une modification : soit électrique, soit chimique, dans l'état de ce plasma, la graisse se précipite des deux côtés du disque terminal (Endscheibe), en gagnant insensiblement le centre, où elle s'accumule finalement; de là, l'apparition des stries transversales. Le plasma restant est monoréfringent. En même temps que se fait la précipitation de cette graisse, les éléments musculaires se raccourcissent et s'arrondissent, de sorte qu'ils ne se touchent plus latéralement que par la partie proéminente. C'est à cela qu'il faut attribuer la netteté des stries longitudinales dans le muscle en contraction.

§ 2. Observations.

Méthodes.

Pour être à l'abri de tout reproche, l'étude des phénoménes intimes de la contraction musculaire devrait se faire sur des fibres vivantes. Mais la rapidité avec laquelle l'onde de contraction parcourt la fibre, le gonflement du faisceau musculaire à l'endroit où il se contracte, gonflement qui met la surface examinée en dehors du point de la vision distincte, empêchent de recourir à cette méthode d'observation.

Le procédé décrit par Fredericq, dans sa note sur la contraction des muscles striés de l'hydrophile (1), ne nous parait pas remplir toutes les conditions requises. Non seulement les segments musculaires des différentes fibres d'un même animal n'ont pas tous la même hauteur, (la mesure étant prises sur des fibres comparables, c'est-à-dire, se trouvant à un même degré de contraction, ou au repos absolu), mais, comme nous le verrons, les modifications intimes qui se produisent, durant la contraction, ne sont pas les mêmes sur toutes les fibres. Pour construire un schéma de la contraction musculaire, d'après ces mensurations, il faudrait donc savoir distinguer, au seul aspect de la fibre, le mode suivant lequel la contraction s'y produit, c'est-à-dire connaître à fond ce que l'on espère découvrir.

Flögel (2) a imaginé une méthode, qui permet d'obtenir des fibres

(1) Fredericq : Bulletins de l'Académie royale de Belgique, mars, 1876.

(2) Flögel : *Ueber die quergestreiften Muskeln der Milben;* Schulsze's Archiv, Bd. VIII, 1871.

striées, sur lesquelles l'onde de contraction a été fixée. Ces fibres montrent le passage insensible de la partie en repos à la partie contractée, et les modifications qui l'accompagnent. Pour cela, il plonge les organes vivants, ou l'animal tout entier, dans une solution d'acide hyperosmique à 1 o/o. Ce réactif avait déjà été employé par HENSEN, mais à un degré de concentration trop faible, 0,1 o/o. ENGELMANN recommande de varier la concentration de 0,6 à 2 o/o, de même que la durée d'action. FLÖGEL laisse ce réactif agir pendant 1 à 2 heures. Après lavage, il conserve les muscles dans l'alcool, dont il augmente graduellement la force, et les dissèque dans une solution de baume de Canada.

L'alcool dilué a été employé avec le même succès par MERKEL et ENGELMANN.

Nous nous sommes servi de ces deux réactifs, en même temps que de l'acide chromique qui, employé à une concentration de 3 à 5 o/o, donne d'aussi bons résultats que l'alcool.

Nous distinguerons dans la description de la contraction musculaire, les fibres à disques accessoires et celles qui en sont dépourvues.

I. Fibres musculaires sans disques accessoires.

Les FIG. **194**, **195**, **196** et **199** représentent différentes ondes de contraction, fixées par l'acide osmique, d'après la méthode de FLÖGEL. La partie non contractée de ces fibres présente un aspect identique à celui que nous avons décrit dans la première partie de ce mémoire pp. 323, 324, etc., et représenté dans les FIG. **5** à **20**, **41** à **55**, etc. La bande obscure est formée de bâtonnets homogènes et indépendants; la bande claire, moins haute, est coupée en son milieu par la strie transversale garnie de ses épaississements. Dans la FIG. **196**, la partie de la fibre située au-delà de l'onde est rétrécie; les stries transversales y ont disparu, et elle est homogène sur une assez grande étendue.

Dans la partie contractée l'aspect est différent. Les stries transversales se sont rapprochées, et la fibre s'est gonflée. Cette première modification saute aux yeux, mais elle varie dans les différentes figures. Tandis que dans la FIG. **195** l'onde de contraction se limite à 5 stries, produisant un gonflement à peine appréciable de la fibre, et que le rapprochement des stries s'y fait d'une façon brusque, ces mêmes phénomènes se produisent d'une façon insensible dans les FIG. **194** et **199**. Ces deux figures offrent un contraste frappant avec la FIG **196**, dans laquelle l'onde de contraction est

très étendue, le gonflement de la fibre considérable et, enfin, le rapprochement des stries très énergique.

A un grossissement convenable, on voit que la bande claire diminue de hauteur sur ces fibres, à mesure que les stries se rapprochent; cette bande finit même par disparaître, FIG. 196 et 199. Deux bandes obscures voisines viennent alors se rencontrer contre la strie transversale.

Pendant que ces modifications se produisent, les bandes obscures restent intactes : les bâtonnets qui les constituent conservent l'aspect qu'ils ont dans la partie non contractée de la fibre, mais la strie transversale s'épaissit, FIG. 195 et 196. Dans la FIG. 199, c'est la bande obscure qui se modifie : ses bâtonnets, tout en s'écartant les uns des autres par suite du gonflement de la fibre, s'épaississent notablement, et la strie transversale, fine et délicate, se trouve comme noyée entre deux rangées de bâtonnets.

Cependant la contraction n'est pas achevée; le rapprochement des stries continue. La bande obscure devient alors le siége de modifications importantes. Dans les FIG. 195 et 196, la strie transversale continue à s'épaissir, pendant que les bâtonnets de la bande obscure se raccourcissent et s'épaississent également. Dans la FIG. 199, la strie transversale s'efface, et une nouvelle strie claire apparaît au milieu de la bande obscure. L'aspect de cette strie varie, d'après la position du foyer. Relève-t-on le tube du microscope, de façon à voir les bâtonnets de la bande obscure indépendants les uns des autres, on trouve que la partie médiane de chacun de ces éléments est éclaircie, à l'endroit où s'est formée la nouvelle strie. Mais aucune trabécule transversale ne relie ces parties claires; une strie continue, analogue à la véritable strie transversale, n'y existe donc pas. En abaissant le tube du microscope, on voit les bâtonnets voisins et les parties claires se fusionner ensemble, et produire une bande obscure continue, traversée par une strie claire uniforme.

D'après les phénomènes précédents, nous pouvons donc distinguer deux modes de contraction dans les fibres sans disques accessoires. Dans tous les deux il y a disparition de la bande claire. Mais, dans le premier, c'est la strie transversale qui en profite, et qui s'épaissit en proportion; dans l'autre, c'est la bande obscure qui s'enrichit aux dépens de la bande claire, et l'épaississement qui en résulte se marque sur la partie médiane des bâtonnets.

Ces deux modes de contraction pourraient induire l'observateur en erreur, si, au lieu de suivre les modifications successives depuis la partie

au repos jusqu'au stade le plus avancé de la contraction, il portait directement son attention sur l'onde de contraction elle-même. Nous avons dit, au commencement de ce mémoire, que les expressions de bande claire et de bande obscure étaient relatives. Considérons la partie contractée de la FIG. 196. La strie transversale y est obscure, et séparée des mêmes stries voisines par une rangée d'épaississements brillants et réfringents. Pour celui qui connaît l'aspect ordinaire de la strie transversale, ces épaississements brillants paraîtront appartenir à cette strie. Il en est de même pour la FIG. 199. Les épaississements brillants qui, dans le muscle au repos, caractérisent la strie transversale l'induiront en erreur; il prendra, dans cette fibre, pour la strie transversale la strie claire apparue au milieu de la bande obscure. En comparant la partie contractée avec celle qui est au repos, ou en examinant les bords de la fibre et les crénelures du sarcolemme, il reconnaîtra son erreur. Mais alors il parlera d'une inversion de la striation : pour lui, la bande claire est devenue obscure, et la bande obscure est devenue claire.

A la lumière ordinaire, on peut donc admettre une inversion de la striation, si l'on tient compte de la signification toute relative des qualificatifs : « obscures et claires. » Mais, entre la partie de la fibre au maximum de contraction et la partie au repos absolu, on ne rencontre pas de stade homogène ou intermédiaire : partout on reconnaît une striation transversale.

La FIG. 197 est des plus intéressantes pour étudier l'ordre dans lequel les modifications surviennent pendant la contraction. La partie droite de cette fibre s'est contractée en un point, tandis que la partie gauche est encore au repos. Elle venait de recevoir l'excitation, quand l'acide osmique l'a fixée. Les modifications décrites sur les FIG. 194 et 196 se produisent ici dans le sens transversal, et de droite à gauche.

II. Fibres musculaires à disques accessoires.

La FIG. 198 représente une onde de contraction, fixée par l'alcool, sur un muscle de géotrupe, et colorée par l'hématoxyline. Dans la partie au repos, les bâtonnets de la bande obscure sont fortement colorés, la strie transversale l'est moins, et les éléments des disques accessoires n'ont qu'une légère teinte pourpre. Pendant la contraction, les stries se rapprochent, la bande claire disparaît, par suite de la fusion des disques accessoires avec la strie transversale, et les bâtonnets de la bande obscure se comportent comme

dans les muscles décrits plus haut. Dans la FIG. **200**, fixée d'après la méthode de FLÖGEL, et prise sur un hydrophilide, le rapprochement des stries se fait d'une façon brusque, et plus rapidement du côté gauche de la fibre. On y voit nettement la fusion des disques accessoires avec la strie transversale. La partie contractée de ces deux figures ressemble à celle des FIG. **195** et **199**.

Pour contrôler les résultats obtenus par cette méthode, nous avons eu recours à l'appareil de polarisation et aux liquides digestifs artificiels.

Examen des ondes de contraction à la lumière polarisée.

L'aspect que présente la fibre contractée à l'appareil de polarisation n'est pas toujours le même. Dans les nombreuses préparations que nous avons examinées, nous avons rencontré les trois types qui sont représentés dans les FIG. **196'**, **198'** et **199'**.

La FIG. **196'** reproduit la FIG. **196** à la lumière polarisée. Tandis que dans la partie de la fibre au repos, les bandes actives ou anisotropes sont séparées les unes des autres par des bandes isotropes assez hautes, on voit celles-ci diminuer, à mesure que la contraction progresse. Les bandes alternativement claires et obscures persistent, comme dans la fibre au repos, mais l'une et l'autre ont diminué de hauteur.

La bande obscure correspond à la strie transversale, comme le prouve la dépression du sarcolemme à son niveau. En tournant un des prismes de NICOL d'un quart de tour, et en répétant plusieurs fois cette manœuvre, on constate que la bande obscure correspond à celle que l'on prendrait pour la bande claire, à la lumière ordinaire. L'inversion de la striation qui semblait évidente sur cette fibre, à la lumière ordinaire, n'existe donc pas à la lumière polarisée. En outre toute la fibre, depuis le stade de repos absolu jusqu'au stade de contraction parfaite, présente, sans interruption, une striation qui est toujours la même : une bande monoréfringente succède à une bande biréfringente. Aucune ne disparaît *entièrement* dans l'onde de contraction véritable; un stade homogène n'y existe donc pas.

La bande brillante n'est pas continue; de même que dans la fibre au repos, elle est traversée par de fines lignes noires longitudinales, correspondant à l'espace qui sépare les bâtonnets.

Cette FIG. **196'** est intéressante à un autre point de vue. Nous venons de dire que le stade homogène n'existe pas dans l'onde de contraction. Mais,

au-delà de cette onde, dans la partie rétrécie de la fibre, la striation transversale a disparu, sur une étendue assez considérable, et toute cette partie homogène est active ou biréfringente.

Le second type de contraction est indiqué sur la fibre de la FIG. **199**. La partie contractée présente le même aspect que la partie de la fibre au repos : toutes deux présentent une succession régulière de bandes brillantes ou biréfringentes, séparées par des bandes inactives plus étroites. En jetant un regard sur les bords de la fibre, on voit que, dans la partie contractée, la bande obscure ne correspond pas aux dépressions du sarcolemme, comme cela existe normalement dans toute fibre au repos; c'est la bande brillante qui occupe cette position. Il y a donc eu inversion dans la striation. La bande inactive a disparu au niveau de la strie transversale, et a été remplacée par une bande active; tandis qu'une bande monoréfringente nouvelle a apparu au milieu des disques brillants primitifs. L'inversion de la striation, que nous avons signalée sur cette fibre à la lumière ordinaire, s'est donc maintenue à la lumière polarisée.

Comment s'est-elle produite? Si l'on parcourt la fibre dans le sens même de la contraction, en étudiant les modifications qui surviennent dans la disposition des bandes, à mesure que le rapprochement des stries s'accentue, on voit que la première modification qui caractérise la contraction, à la lumière polarisée, c'est la diminution de hauteur des bandes inactives. Bientôt elles ne sont plus que de simples lignes transversales, prêtes à disparaître. En même temps une nouvelle strie obscure, faiblement accentuée, se dessine au milieu de la bande brillante, à mesure que la contraction progresse et que la strie transversale s'évanouit; elle s'accroît jusqu'à devenir une bande obscure nettement limitée.

On ne trouve donc pas non plus dans ce second mode, un stade homogène intermédiaire entre la partie au repos et la partie en contraction. Au contraire, à l'endroit où ce stade devrait exister, on rencontre une striation plus abondante et plus serrée; il y existe, en effet, plus de stries obscures.

Nous sommes porté à croire que c'est sur une onde de contraction semblable que les auteurs ont décrit l'existence du stade homogène. Les stries transversales obcures ont pu passer inaperçues, à cause de leur délicatesse. La bande active est généralement décrite comme biréfringente dans toute sa masse, et cependant on y voit aussi de fines lignes longitudinales isotropes, qui séparent ses bâtonnets constitutifs.

Le troisième type de contraction est réalisé dans les fibres musculaires pourvues de disques accessoires, FIG. 198'. On doit plutôt le considérer comme un cas particulier du premier type, car l'aspect qu'il offre, dans la partie contractée de la fibre, ressemble entièrement à celui de la FIG. 196'. Seulement la bande claire n'est pas une production artificielle; elle est formée par des épaississements réguliers des trabécules longitudinales. Pendant la contraction ces disques accessoires se fusionnent avec la strie transversale; cette strie s'épaissit donc aux dépens de la bande claire, comme dans la FIG. 196'.

Action des liquides digestifs.

Une onde de contraction, fixée pendant 12 heures par l'alcool absolu, a été soumise durant 4 à 5 minutes à l'action de la potasse à 1 o/o. Après lavage à l'eau distillée, la préparation à été conservée dans une goutte de la liqueur de RIPART et PETIT. Les fibres ainsi traitées présentent, au niveau de l'onde de contraction, des stries transversales puissantes, reliées les unes aux autres par des trabécules longitudinales raccourcies, mais à peine épaissies FIG. 202. Sur d'autres fibres les trabécules longitudinales, devenues plus courtes, présentent un épaississement considérable, tandis que les stries transversales sont restées fines et délicates FIG. 201.

La FIG. 202 représente une fibre en contraction, traitée par la potasse et dessinée à un faible grossissement. Dans la FIG. 202 *A*, nous avons reproduit un endroit de cette fibre au repos, et, dans la FIG. 202 *B*, un autre où la contraction est très avancée; ces deux dessins ont été faits à un grossissement plus considérable. La comparaison de ces deux figures montre nettement les modifications survenues dans le réticulum musculaire.

L'acide chlorhydrique à 1 o/o, appliqué sur des fibres vivantes, donne les mêmes résultats, FIG. 201, 201*A* et 201*B*.

§ III. Théorie de la contraction

I. Élément contractile.

Avant d'interprêter les modifications que nous venons de décrire dans la fibre musculaire striée, pendant sa contraction, il y a une question préalable à résoudre. Quelle est dans la fibre musculaire la substance vraiment contractile?

Tous les auteurs qui ont étudié la structure musculaire considèrent la substance biréfringente comme la partie essentielle de la fibre, le siége exclusif de la contractilité; en modifiant sa forme, elle entraîne les autres parties constitutives du muscle, et produit les modifications qui caractérisent sa contraction. C'est en effet la substance biréfringente qui forme les éléments charnus de Bowman, les disdiaclastes de Brücke, les bâtonnets musculaires (Muskelsaülchen) de Krause, les disques contractiles d'Engelmann, la substance fondamentale contractile de Schäfer, les prismes contractiles de Merkel, Sachs, etc., les disques épais de Ranvier et de Fredericq. Toutes les autres parties de la fibre : la strie transversale (Grundmembran de Krause), la substance isotrope, les disques accessoires, les trabécules longitudinales, décrites en partie par Schäfer (muscle-rods), jouent un rôle purement passif; elles ne constituent que des parties accessoires d'une fibre musculaire, lorsqu'on envisage sa fonction de contractilité (Schäfer). « Les couches isotropes, dit Engelmann (1), ont pour toute fonction de transmettre l'irritation, cause de la contraction, d'une couche contractile à l'autre. Elles sont irritables, mais pas contractiles. Chaque bande isotrope doit recevoir de la couche contractile voisine l'impulsion à l'activité ».

L'idée de contractilité est tellement inhérente à la substance biréfringente qu'Engelmann (2) croit avoir prouvé d'une façon irréfutable que la contractilité, n'importe sous quelle forme et à quel endroit elle puisse se manifester, est toujours liée à la présence de particules biréfringentes. Il élève au rang d'axiome histologique ce fait : qu'il ne saurait y avoir contractilité sans biréfringence.

Il est à remarquer que, pour la plupart des auteurs, la substance anisotrope constitue à elle seule toute la bande obscure. De plus, les observations qui ont servi de base aux différentes théories de la contraction ont été faites sur des fibres musculaires fixées par l'acide osmique, et soumises pendant quelque temps à l'action coagulante de l'alcool. Nous devons faire à cet égard les mêmes observations que dans la première partie de notre travail (3). Les observateurs n'ont pas tenu compte des modifications profondes, produites par ces réactifs; les résultats de leurs observations, appliqués à la fibre vivante, doivent donc à priori paraître inexactes.

---

(1) Engelmann : *Contractilität und Doppelbrechung;* Pflüger's Arch., Bd., XI, 1875.

(2) Engelmann : L. c.

(3) Voir plus haut, p. 364 et 365

Nous avons montré que tous les détails que présente la fibre musculaire, après l'action des réactifs, ne préexistent pas comme tels dans la fibre vivante. Ils ne doivent par conséquent pas intervenir dans l'explication du phénomène de la contraction. Ainsi, dans le muscle privé de disques accessoires, la bande isotrope, la strie transversale exceptée, est un produit accidentel, résultant de la coagulation des albuminoïdes de l'enchylème myosique. Sous cette forme solide, cet enchylème occupe un espace moindre que dans la fibre vivante; l'espace laissé libre est envahi par le liquide conservateur. Si cet espace diminue, à mesure que les stries se rapprochent, et si les bâtonnets s'épaississent, ce n'est donc pas parce que cette partie liquide est absorbée par la partie solide, ces parties n'existant pas dans la fibre vivante!

Les théories de Krause, de Merkel, d'Engelmann et de Fredericq, basées sur les changements de place de cette bande isotrope, sont donc incompatibles avec les faits.

L'explication des phénomènes qui se produisent pendant la contraction doit se baser sur la structure organique du muscle. « On ne trouvera d'explication satisfaisante de la contractilité, dit Nasse (1), que lorsqu'on connaîtra à fond la constitution anatomique et chimique des éléments contractils. »

L'emploi des différents liquides digestifs et l'examen de la fibre vivante nous ont dévoilé la véritable structure de l'élément musculaire. Cette structure est des plus simples : un réticulum plastinien, isotrope, extensible et élastique, vaste charpente qui occupe toute la fibre, d'une part; et de l'autre, une substance de remplissage, plus ou moins liquide, l'enchylème myosique, la seule partie active à la lumière polarisée.

Ces deux substances ne sont pas distribuées en bandes distinctes. Elles sont partout en contact intime l'une avec l'autre; on les retrouve aussi bien dans la bande obscure que dans la bande claire. Toutes les théories de la contraction musculaire dans lesquelles on considère les deux espèces de bandes comme formées par une substance différente, l'une exclusivement contractile, l'autre élastique, ne sont donc pas non plus d'accord avec les faits; elles méconnaissent la structure véritable du muscle.

Pour expliquer les phénomènes de la contraction, il faut d'abord rechercher quelle est celle de ces deux parties constitutives qui joue le

(1) Nasse : *Der chemische Bau der Muskelsubstanz*; Biologisches Centralblatt, Bd. II, p 313, 1882-83.

rôle important, celle en qui réside la propriété spéciale du muscle : la contractilité.

La question ainsi posée est facile à résoudre.

L'enchylème myosique n'est pas structuré. C'est un liquide amorphe, tenant en solution, ou en suspension, dans un état de division extrême, différentes espèces d'albuminoïdes; la contractilité ne peut donc lui appartenir. Quel que soit son degré de concentration, quelque compliquée que soit la structure moléculaire de la myosine, les mouvements qui s'y produiront seront toujours dûs à une cause extérieure, comme ceux de tout liquide. Sans doute, le réticulum musculaire pourra être influencé, en certains points, par les mouvements de l'enchylème, au sein duquel il est plongé; mais de semblables influences ne sauraient produire dans la fibre ce mouvement d'ensemble, net, précis et déterminé qui caractérise sa contraction.

La contractilité réside donc dans le réticulum plastinien, la seule partie structurée du muscle, la seule aussi dont les *parties sont reliées en un tout continu*.

Voyons en effet les modifications qui s'y produisent pendant la contraction.

Les ondes de contraction, fixées par l'acide osmique, ou par l'alcool, ne conviennent pas pour cette étude; les albuminoïdes coagulés cachent entièrement les trabécules longitudinales du réticulum, et enveloppent les épaississements de la strie transversale. Il faut recourir aux fibres musculaires dépouillées de leur myosine, et aux fibres vivantes. Les FIG. **201** et **202** sont très instructives. Elles proviennent, l'une, la FIG. **201**, d'un muscle de lithobie, soumis pendant 15 h. à l'action de l'acide chlorhydrique à 1 o/o, l'autre, la FIG. **202**, représente une onde de contraction sur un muscle d'hydrophile, fixée par l'alcool, et soumise durant 5 minutes à l'action de la potasse à 1 o/o. Cette méthode d'analyse, nous l'avons montré (1), mérite toute confiance. Ces muscles sont entièrement privés des albuminoïdes que renfermait leur enchylème, et tous les détails qu'ils présentent appartiennent au réticulum.

Or, à mesure que le muscle se contracte, et que les stries se rapprochent, on voit, FIG. **201**, les trabécules longitudinales se raccourcir en s'épaississant, en même temps que la distance qui les sépare s'accroît dans une certaine mesure. Cet épaississement se marque d'abord au milieu de la trabécule

(1) Voir plus haut, p. 366 et 367.

longitudinale ; il augmente de plus en plus et, à l'endroit où la fibre est au maximum de contraction, toutes les trabécules longitudinales sont transformées en grosses masses sphériques. La strie transversale ne présente guère de modifications.

Les choses se passent d'une autre façon dans la FIG. 202. A mesure que le muscle se contracte, les trabécules longitudinales se raccourcissent, il est vrai, et s'écartent les unes des autres, mais sans s'épaissir. L'épaississement s'y produit au niveau de la strie transversale. Plus la contraction est énergique, plus ces stries sont prononcées.

Observons maintenant la fibre vivante. Nous connaissons son aspect à l'état de repos : les bandes claires sont réduites aux stries transversales et les bandes obscures, occupant tout l'espace qui sépare deux de ces stries, sont traversées dans toute leur hauteur par de fines lignes longitudinales. Lorsque le muscle se contracte vivement, l'onde de contraction est trop forte, le gonflement de la fibre musculaire trop considérable, pour pouvoir suivre les changements qui s'y produisent; il faut attendre que les contractions diminuent d'intensité.

Portons nos regards sur la bande obscure. Une onde arrive, elle passe... La bande examinée a présenté pendant un court instant une striation longitudinale beaucoup plus marquée que dans le muscle au repos; c'est la seule modification que l'on puisse constater. Examinons les stries transversales. Pendant le passage de l'onde, on voit ces stries se rapprocher, mais sans subir de changement.

La striation longitudinale qui se manifeste durant la contraction a été signalée par plusieurs observateurs; WAGENER surtout a appelé l'attention sur elle. Mais tous l'ont attribuée à une séparation passagère des fibrilles constitutives. En rapprochant les faits dont nous venons de parler de ceux que nous avons décrits plus haut, à propos de la FIG. 201, nous sommes en droit de conclure que la striation qui se remarque pendant la contraction est due à *un épaississement passager des trabécules longitudinales*.

Sur une fibre à disques accessoires, on voit généralement les éléments de ces disques se fusionner avec ceux de la strie transversale. Aussi, dans la partie contractée d'un tel muscle, les stries transversales sont-elles très épaissies.

Les modifications qui se produisent dans le réticulum musculaire prouvent donc également que cette partie du muscle est active pendant la contraction.

Mais l'enchylème myosique ne pourrait-il pas partager cette propriété? Sa nature liquide, nous l'avons dit, prouve contre une pareille hypothèse. Nous allons voir d'ailleurs, que toutes les modifications de forme qui surviennent dans la fibre s'expliquent aisément dès qu'on accepte la contractilité du réticulum. L'enchylème myosique n'est le siége d'aucune force active; par sa masse il oppose même une résistance passive au rapprochement des stries.

Ce rôle important que nous attribuons au réticulum musculaire, pendant la contraction, a été mis récemment en évidence par l'analyse chimique.

Frappé des différences considérables que présentent les muscles des différents animaux, et les divers muscles d'un même animal, relativement à la durée de la contraction, DANILEWSKY a recherché leur cause anatomique. Des analyses nombreuses et délicates lui ont prouvé que la quantité de substance réticulaire (Bindegerüstgewebe) augmentait relativement à la quantité de myosine, à mesure que la contraction était plus énergique, et qu'elle s'effectuait plus rapidement. Aussi admet-il, comme résultat de ses recherches, que le caractère de la contraction dépend de la richesse relative du muscle en réticulum et en myosine. De la durée de la contraction d'une fibre musculaire on peut conclure au rapport existant entre ses deux éléments constituants, et de la connaissance de ce rapport on peut déterminer d'avance l'énergie et la rapidité plus ou moins grande de la contraction (1).

---

(1) Nous ne pouvons accepter cette conclusion de DANILEWSKY sans y apporter une modification assez importante. Pour nous, en effet, ce n'est pas la quantité *relative*, mais la quantité *absolue* de substance réticulaire, qui détermine la rapidité et l'énergie de la contraction.

Lorsque deux muscles renferment une même quantité de myosine, c'est celui qui possède le réticulum le plus puissant qui présentera les contractions les plus vives. La loi de DANILEWSKY se trouve ici réalisée. C'est la seule hypothèse où elle peut l'être. Dans toutes les autres conditions, cette loi nous semble en désaccord avec les faits. L'augmentation de la quantité de myosine renfermée dans un muscle peut-elle, en effet, avoir une influence nuisible à sa contraction? Nous ne pouvons le croire; la puissance du réticulum restant la même, l'énergie et la rapidité des contractions ne seront guère changées, vu la facilité avec laquelle le muscle s'étend en largeur.

Dans les tableaux dressés par DANILEWSKY, et qui ont servi de base à ses conclusions, ce savant a recherché la quantité de réticulum qui existe dans un muscle relativement à une quantité donnée de myosine. D'après la valeur plus ou moins élevée de ce rapport, il admet la contractilité plus ou moins grande du muscle. Le rapport entre ces deux facteurs s'accroit, il est vrai, à mesure que la puissance du réticulum augmente; mais il s'accroit aussi à mesure que la richesse du muscle en myosine diminue. Si cette loi était vérifiée, les muscles pauvres en myosine, FIG. **143**, ou ceux qui en sont encore, pour ainsi dire, dépourvus (J. B. CARNOY, *Biologie cellulaire*, FIG. 30, p. 188) devraient présenter les contractions les plus énergiques. Dans ces cas, en effet, le rapport entre les éléments constitutifs serait très élevé,

L'analyse microchimique et l'étude microscopique de la contraction musculaire expliquent et complètent ces résultats de DANILEWSKY.

L'observation journalière la plus vulgaire s'accorde d'ailleurs pleinement avec cette manière de voir. Chez la plupart des insectes, ce sont les muscles des ailes qui ont le plus de travail à fournir; ils sont, pour ainsi dire, en contraction permanente. Les FIG. **184** à **189** représentent les fibres musculaires des ailes de quelques lépidoptères. Combien les trabécules en sont épaisses, combien les mailles en sont rétrécies! Il entre plus de substance réticulaire que d'enchylème myosique dans leur constitution. Dans les FIG. **164** à **181** les trabécules sont minces, la coupe optique de la membrane est à peine un peu plus forte que la trabécule des muscles des pattes, mais ici le gain en substance réticulaire se fait en étendue. Une membrane circulaire remplace la trabécule longitudinale, et un disque plein et épais tient lieu de trabécule transversale. Si l'on compare le faisceau musculaire des ailes à la fibre des pattes, le premier l'emporte beaucoup par sa richesse en substance réticulaire.

Le même rapport s'observe pour les muscles des pattes, lorsqu'on les compare entre eux. Le géotrupe ne se meut que lentement, sa marche est lourde et paresseuse. Les FIG. **22**, **23**, **27**, etc. en indiquent la raison. Ses fibres musculaires sont trop pauvres en réticulum, trop riches en myosine pour pouvoir fournir des contractions énergiques. Le réseau de la FIG. **113** est bien plus épais; aussi provient-il d'un muscle doué d'une grande activité, de la fibre des pattes de l'hydromètre, dont les mouvements sont très énergiques.

Nous pourrions ainsi passer en revue toutes nos figures; partout nous rencontrerions la preuve de ce fait que nous considérons comme fondamental, bien qu'il soit en contradiction avec toutes les idées reçues jusqu'ici dans la science :

La substance isotrope, c'est-à-dire notre réticulum musculaire, est l'élément principal du muscle, et le siège exclusif de sa contractilité.

---

quelle que soit d'ailleurs la délicatssse du réticulum. Or cela n'est pas conforme aux faits : Les contractions des cellules musculaires de la tunique intestinale, FIG. **143**, sont peu prononcées.

On pourrait modifier, de la façon suivante, la loi de DANILEWSKY : *Le caractère de la contraction dépend exclusivement de la puissance du réticulum plastinien.* Plus elle est grande, plus les contractions sont vives et énergiques; plus elle est faible, plus les contractions sont lentes et peu marquées.

Cette loi suppose, il est à peine besoin de le dire, que l'enchylème musculaire est assez fourni de substances nutritives pour couvrir, à chaque instant, les dépenses du réticulum pendant sa contraction.

II. Mécanisme de la contraction.

L'irritation apportée par le nerf au muscle agit sur sa partie contractile, le réticulum plastinien. Gerlach (1) a observé la continuation directe entre les filaments du cylindre-axe du nerf et ce qu'il a appelé : la « substance nerveuse » du muscle. Nous savons que celle-ci représente notre réticulum plastinien (2). Si cette indication était fondée, il y aurait donc continuité directe entre le nerf et le réticulum de la fibre musculaire.

Par suite de cette irritation, le réticulum se contracte, c'est-à-dire que ses trabécules longitudinales se raccourcissent en s'épaississant proportionnellement. Le raccourcissement ne se produit que dans le sens longitudinal de la fibre; ce fait est digne de remarque. Serait-il le résultat de la disposition particulière du réticulum, qui se présente en mailles allongées dans le sens de la fibre? C'est probable. Quoi qu'il en soit, pour produire ce raccourcissement, la substance même du réticulum s'amasse, tantôt dans la trabécule longitudinale elle-même, comme le montre la fig. **201**, tantôt autour de l'épaississement préexistant aux points de jonction des trabécules longitudinales avec les trabécules transversales, fig. **202**. Le rapprochement des stries transverses n'est donc que la résultante du raccourcissement de toutes les trabécules longitudinales, au niveau de l'onde de contraction.

Il en résulte que l'enchylème myosique est comprimé dans le sens longitudinal de la fibre. Comme il est incompressible, le rapprochement ne peut se faire qu'à une condition : il faut que les trabécules transversales se laissent étirer passivement, afin de conserver à chaque maille son volume primitif. C'est à cela qu'il faut attribuer le gonflement de la fibre, au niveau de l'onde de contraction.

La contraction musculaire étant ainsi comprise, on peut expliquer de la manière la plus simple les différents aspects que présente la fibre en contraction, sous les réactifs les plus divers, en tenant compte du mode d'action de ces derniers.

Disparition de la bande claire. Considérons une fibre fixée par l'alcool, fig. **196**. Dans l'état de repos du muscle, il existe sur cette fibre des bandes claires dont nous connaissons l'origine; les bandes obscures y sont formées par des bâtonnets indépendants. A mesure que les stries se rapprochent,

(1) Gerlach : *Ueber das Verhaltniss der nervosen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels;* Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XIII, 1876.

(2) Voir plus haut p. 367 et 368.

la bande claire diminue de hauteur jusqu'à disparaître entièrement, pendant que la strie transversale s'épaissit, ou que les bâtonnets de la bande obscure augmentent de volume. Cette disparition de la bande claire a été décrite par tous les auteurs comme la première modification survenant dans le muscle pendant sa contraction. On considérait cette bande comme formée soit par une substance entièrement liquide (Krause, Merkel, Sachs, Fredericq, etc.), soit par des éléments solides, gorgés de liquide au point de se toucher (Engelmann). Quant à sa disparition pendant la contraction, les uns l'attribuaient à l'absorption de ce liquide par la bande obscure (Engelmann), les autres à son déplacement (Krause), ou à son mélange avec la substance anisotrope (Merkel, Fredericq, etc.)

Mais nous savons que tous les détails présentés par cette fibre sont dùs exclusivement au mode d'action de l'alcool sur l'enchylème myosique. La bande claire est une production artificielle, les bàtonnets de la bande obscure le sont également. Ces éléments ne peuvent donc jouer aucun rôle dans la contraction.

Lorsque le muscle vivant est au repos, les mailles de son réticulum sont très allongées, et l'enchylème myosique les remplit entièrement. Sous l'action de l'alcool, les albuminoïdes se coagulent; nous savons que cette coagulation se fait autour des trabécules longitudinales. Les deux parties constitutives de l'enchylème ont donc été séparées : l'eau a été éliminée, les albuminoïdes condensés forment la seule partie encore visible de l'enchylème. Celle-ci ne suffit plus à remplir toute la maille; des deux côtés de la strie transversale apparait un liséré hyalin, vide de myosine et occupé par la partie liquide de l'enchylème mélangée à l'eau de la préparation.

Le muscle vient-il à se contracter, les stries se rapprochent, les mailles perdent en hauteur et gagnent en largeur; les trabécules longitudinales sont donc raccourcies.

L'application de l'alcool y produit le même phénomène que dans le muscle au repos, les albuminoïdes s'y coagulent. Mais à cause du raccourcissement de la trabécule longitudinale, le coagulum, dont la masse n'a pas diminué, occupera toute sa hauteur, et la partie vide de la maille, au lieu d'exister des deux côtés de la strie transversale, se produira entre les bâtonnets voisins. Krause a donc raison quand il dit que, sur l'onde de contraction, le liquide de la bande claire se trouve dans les espaces qui séparent les éléments de la bande obscure, mais ce liquide n'existe pas,

comme tel, dans la fibre vivante, et ce déplacement ne se produit pas d'une manière active. Dans le muscle au repos, aussi bien que dans le muscle en contraction, après l'action de l'alcool, la partie liquide est une production artificielle.

Diminution de hauteur de la bande obscure. Après la disparition de la bande claire, on observe, sur la fibre fixée, une diminution en hauteur de la bande obscure. A cause du raccourcissement des trabécules longitudinales, les stries se rapprochent de plus en plus; l'enchylème est comprimé, et les mailles du réticulum augmentent leur diamètre transversal. La quantité d'enchylème qui se trouve dans une maille reste toujours la même; le coagulum formé par l'alcool occupera donc toujours le même volume. Il n'y a qu'une seule chose qui change, c'est la longueur et, quelquefois, l'épaisseur du filament autour duquel cette coagulation doit se faire. Plus ce filament sera raccourci, plus aussi le coagulum sera épais. C'est pour ce motif que dans le muscle contracté, fixé par un réactif durcissant, les bâtonnets de la bande obscure ont une épaisseur si considérable. Ainsi, la bande obscure diminue de hauteur, parce que les trabécules longitudinales se raccourcissent.

Inversion de la striation. A l'endroit où la contraction est la plus forte Krause, Merkel, Engelmann, Fredericq, etc. ont décrit une inversion dans la striation (Umkehrungsstadium). Cette inversion, nous l'avons observée également.

Elle peut se produire de différentes façons.

Nous avons vu que la contraction du réticulum peut se faire autour des épaississements de la strie transversale; ce mode est représenté dans la fig. 202. La substance qui constitue le réticulum musculaire est molle et plastique. Sous les tiraillements que la strie transversale subit, de la part de l'enchylème comprimé, ses épaississements se fusionnent et produisent une strie épaisse, brillante quand on relève le tube du microscope, obscure quand on le descend. En examinant, dans cette dernière position du foyer, une onde de contraction fixée, on peut facilement prendre cette strie pour la bande obscure. Il suffit d'examiner les bords de la fibre pour corriger cette erreur, et déterminer la position de la véritable bande obscure. Par suite du rapprochement des stries les crénélures du sarcolemme se sont accentuées, mais nous savons que la strie transversale correspond toujours aux dépressions. L'examen à la lumière polarisée tranche aussi la question.

Le réticulum musculaire est isotrope; la bande inactive répond donc toujours à la strie transversale.

Mais la contraction ne se fait pas toujours de cette façon. Souvent la strie transversale reste mince et délicate, et la concentration de la substance du réticulum a lieu dans les trabécules longitudinales elles-mêmes; celles-ci s'épaississent en se raccourcissant. Sous l'action de l'alcool, la coagulation de l'enchylème myosique se fera encore sur ces trabécules. Mais dans la partie médiane de chacune d'elles, on pourra distinguer un point d'un aspect différent, et la bande obscure paraîtra traversée par une ligne claire, sorte de strie de Hensen, formée par les épaississements des trabécules longitudinales. Si l'on suit ces modifications sur une onde de contraction fixée, on voit la bande obscure s'éclaircir, en son milieu, à mesure que la bande claire diminue, et ses bords devenir de plus en plus obscurs. Sous l'action de l'hématoxyline la ligne centrale reste incolore tandis que les bords prennent une coloration pourpre très prononcée. C'est sans doute cette particularité de l'onde de contraction que Merkel et Fredericq ont décrite. Pour l'expliquer Fredericq supposait et Merkel admettait que la partie biréfringente du muscle était formée de deux substances. L'une inactive à la lumière polarisée, très sensible à l'hématoxyline se déplace toujours dans la contraction (substance kinétique); l'autre biréfringente, incolore sous l'action de l'hématoxyline ne se déplace que rarement (substance disdiaclastique). Cette inversion dans la striation se maintient à la lumière polarisée. La bande claire, formée par les épaississements des trabécules, est isotrope, et tout l'espace situé entre deux de ces bandes isotropes est brillant sur le champ obscur. C'est à peine si, au niveau de la strie transversale, on observe des traces d'une fine ligne noire; cette strie, amincie par le gonflement de la fibre, se trouve noyée entre deux bandes fortement actives qui la masquent entièrement. Les bandes, alternativement isotropes et anisotropes, persistent donc pendant le stade d'inversion, mais, comme Fredericq l'a fort bien observé, la fibre contractée présente l'image inverse de la fibre au repos.

Les figures observées par Engelmann, dans lesquelles les bandes obscures étaient biréfringentes, sur tout le parcours de l'onde de contraction, doivent se rapporter au premier mode de contraction que nous avons décrit, car cet auteur affirme que l'inversion de la striation, apparente à la lumière ordinaire, ne se maintient pas à la lumière polarisée. Cela a pu être vrai pour les muscles qu'il a examinés, mais il a eu tort de vouloir généraliser

ces données. D'un autre côté, MERKEL est aussi dans le vrai en soutenant l'existence de l'inversion de la striation à la lumière polarisée, mais il a tort également de la considérer comme un fait général. Les deux choses existent, parce que la striation peut se présenter de deux façons différentes : le réticulum s'épaissit, soit au niveau de la strie transversale, soit au milieu des trabécules longitudinales.

Stade homogène. Comme le lecteur aura pu le remarquer, nous n'avons pas encore parlé du stade homogène (homogen Stadium ou Uebergangsstadium), que les partisans de la théorie de l'inversion, surtout MERKEL et ENGELMANN, décrivent comme appartenant à toute onde musculaire. Voici comment ces auteurs comprennent l'onde de contraction. D'après ENGELMANN, une fibre en contraction, fixée par l'une ou l'autre méthode, présente dans le sens de la propagation de l'onde, la transition insensible de l'état de repos à l'état de contraction. Mais,comme dans ce dernier stade (Umkerungsstadium), il existe une inversion dans la striation, on doit rencontrer un endroit où les deux bandes ont le même aspect à la lumière ordinaire, et où, par conséquent, la fibre est homogène. On aurait donc un stade *initial*, dans lequel le rapprochement des stries commence, à mesure que la bande obscure s'éclaircit et que la bande claire devient de plus en plus obscure; ensuite un stade *homogène*, dans lequel les deux bandes présentent le même aspect et enfin un stade d'*inversion*, dans lequel, les stries étant très rapprochées, la bande claire est devenue obscure et la bande obscure a pris l'aspect d'une bande claire. Puis la même série de stades recommence au-delà du stade d'inversion, mais dans un ordre inverse; la fibre passe par le stade homogène pour revenir à l'état de repos ou stade *terminal* de la contraction. L'onde de contraction, c'est-à-dire la partie du muscle en activité, n'est donc pas limitée à l'endroit où le rapprochement des stries est le plus intense (stade d'inversion); la portion située des deux côtés est active en même temps, à un degré plus ou moins prononcé. KRAUSE, MERKEL, FREDERICQ admettent cette manière de voir; la question qui les divise ne concerne que les modifications intimes qui se passent dans le muscle pour produire ces différents aspects.

Dans les nombreuses préparations fixées que nous avons examinées, nous n'avons jamais eu le bonheur de rencontrer une onde de contraction ainsi constituée. Nous ne nions pas pour cela son existence. L'étude que nous avons faite de la contraction musculaire sur des fibres vivantes, nous a appris

qu'une onde pareille se produit dans tout muscle, pourvu que la contraction s'étende à la fois sur un nombre assez considérable de stries. C'est l'*onde primitive*, l'*onde initiale*, c'est-à-dire celle qui surgit dans la fibre, au moment où une excitation vive y est produite par le nerf. Mais cette onde ne se propage pas comme telle; son existence est passagère. Pour l'obtenir, il faudrait que liquide fixateur agit sur le muscle au moment précis de sa formation.

Les contractions qui surviennent dans la fibre vivante se passent d'une façon trop rapide, pour pouvoir y étudier en même temps toutes leurs particularités. Il faut prendre chaque détail un à un, et le suivre dans ses modifications en observant un grand nombre de fibres vivantes. Avec ces données, et en s'aidant des ondes que l'on a pu fixer à des stades divers de leur production on reconstitue la série des phénomènes qui caractérisent la contraction. Ce travail est long et laborieux, mais il est indispensable pour arriver à un résultat certain.

Voici comment nous comprenons l'onde de contraction.

Au moment où l'irritation arrive au muscle, celui-ci se contracte, c'est-à-dire que toutes les stries qui ont subi l'excitation se rapprochent. Ce rapprochement est brusque. A l'endroit de l'excitation, la fibre passe *directement* du repos au stade d'inversion sans qu'on puisse y observer aucun stade intermédiaire. Mais toutes les stries étant en continuité directe les unes avec les autres, ce rapprochement ne peut se faire sans étirer violemment les trabécules voisines, longitudinales et transversales, sur une certaine étendue. Ces tiraillements dérangent la régularité caractéristique du réticulum musculaire. Les trabécules longitudinales, étirées et amincies, disparaissent pour l'œil; les stries transversales disparaissent également, parce que les trabécules qui les constituent sont jetées pêle-mêle, et sont comme noyées dans l'enchylème myosique qui a sensiblement le même indice de réfraction. Toutes les parties de la fibre qui auront ressenti le contre-coup du rapprochement brusque des stries *paraîtront* donc *homogènes*. Or, ces tiraillements se produisent à la fois des deux côtés de l'onde primitive. Si l'on parvenait à fixer une telle onde, on trouverait, entre les deux parties éloignées et au repos de la fibre, un stade homogène, une partie en contraction, puis de nouveau le stade homogène. Les descriptions et les figures données par Merkel, Engelmann, etc. sont exactes, mais pour ce cas particulier seulement et pour autant que l'on considère comme stade initial et comme stade final les parties de la fibre au repos, situées de

chaque côté de la partie homogène. Mais l'interprétation qu'ils donnent de leurs figures ne l'est plus. Les deux stades homogènes, les stades initial et final n'appartiennent pas à l'onde de contraction, car ces parties du muscle ne sont nullement actives durant la contraction. L'onde se limite exclusivement au stade d'inversion de ces auteurs; tout le reste de la fibre est au repos, et les modifications qu'on y voit sont des phénomènes purement passifs.

Les modifications précédentes se produisent seulement lorsque la contraction est énergique, et qu'elle porte à la fois sur un nombre considérable de stries.

La FIG. **195** représente une onde initiale. Mais la contraction n'a pas été assez énergique; le nombre des stries qui se rapprochent n'est pas assez considérable, pour que les parties voisines s'en ressentent, et présentent le stade homogène. On y voit cependant clairement que le rapprochement des stries est brusque à l'endroit irrité.

L'onde ainsi produite, et que nous avons appelée *onde initiale*, à cause de son aspect particulier, va maintenant parcourir une certaine étendue de la fibre. Cette propagation de l'onde se fait par l'adjonction de nouvelles stries, à sa partie antérieure, à mesure que, à sa partie postérieure, les dernières stries retournent au repos. Mais ces deux processus se font d'une façon toute différente; il en résulte que les portions de la fibre, situées directement en avant et en arrière de l'onde ont un facies tout particulier. L'adjonction de nouvelles stries se fait brusquement, comme la production de l'onde elle-même; le tiraillement du réticulum qui avait amené le stade homogène persistera donc toujours, en avant de l'onde de contraction. Celle-ci sera donc toujours précédée, dans sa marche, d'un stade homogène, chaque fois que la contraction aura été assez énergique pour le produire.

Au contraire, le retour des stries de l'état de contraction à l'état de repos se fait d'une façon insensible. A mesure que l'onde progresse, le stade homogène qui existait derrière elle disparaît : en effet le réticulum reprend peu à peu sa disposition régulière; en même temps, les stries contractées se détendent une à une, et s'écartent lentement l'une de l'autre pour reprendre leur disposition primitive. Ce retour insensible remplace, derrière l'onde de propagation, le stade homogène de l'onde initiale.

Une *onde de propagation* fixée, FIG. **196**, présentera donc, d'arrière en avant, les divers états suivants : le passage insensible de l'état de repos à l'état de contraction, la contraction elle-même, enfin le stade homogène, suivi du restant de la fibre au repos.

La période ascendante n'existe donc pas. Ce que tous les auteurs ont décrit sous ce nom, c'est la période descendante, c'est-à-dire le retour insensible du muscle contracté au repos. Mais cette période n'appartient pas à l'onde proprement dite, à l'onde active, puisque ce retour est tout passif. Jamais il n'existe, dans cette portion de la fibre, de stade homogène.

Le stade homogène, qui précède l'onde active, et que les auteurs ont décrit comme appartenant à la période descendante ou au stade de retour, est au contraire la partie antérieure de l'onde. Elle représente la partie de la fibre passivement étirée, par le rapprochement brusque des stries voisines, celle ou l'onde *est sur le point de venir*; elle appartient donc encore à la fibre au repos et ne peut, par conséquent, faire partie de l'onde.

Si l'on voulait représenter par une courbe les modifications qui surviennent dans la fibre pendant le passage de l'onde de contraction, cette courbe coïnciderait avec les tracés myographiques des physiologistes, dans lesquels l'ascension est brusque, tandis que la descente est insensible. Les figures d'ENGELMANN, au contraire, donneraient une courbe fautive; la période d'énergie croissante y serait identique, pour la forme et pour la durée, à la période d'énergie décroissante.

Les détails que nous venons de décrire n'existent pas dans toute onde musculaire. Pour qu'ils se produisent, il faut que la contraction soit assez énergique, et qu'elle s'étende à la fois sur un nombre assez considérable de stries.

Si l'excitation est faible, le rapprochement des stries se fait de la même manière que dans une forte contraction, mais ce mouvement reste exclusivement limité à l'endroit où il se produit; il ne retentit pas sur les parties voisines. Le stade homogène fera donc défaut dans l'onde initiale, aussi bien que dans l'onde de propagation. Le stade de retour existe toujours sur cette dernière, mais il est moins prononcé.

Au simple aspect d'un muscle, fixé durant sa contraction, on peut dire si l'onde qu'il présente est une onde initiale ou une onde de propagation; il est aisé également de déterminer la direction suivie par l'onde de propagation sur la fibre. S'il existe un stade homogène des deux côtés du summum de la contraction, l'onde est toujours *initiale*; elle l'est encore quand il n'existe pas de partie homogène en avant, ni en arrière de la partie contractée, et que d'ailleurs on n'observe d'aucun côté le retour insensible au repos. Cette absence de stade homogène indique une faible contraction.

L'onde examinée est une *onde de propagation*, chaque fois que l'on observe un stade de retour. Dans les cas où la contraction est forte, la fibre peut présenter aussi un stade homogène du côté opposé au stade de retour. La direction que suivait l'onde sur la fibre, au moment où on l'a fixée, est facile à trouver; il suffit de se rappeler qu'elle laisse derrière elle le stade de retour.

Appliquons ces données à nos figures. L'onde de contraction n'existe plus sur les fibres musculaires des FIG. **194** et **198**; on n'y observe plus que le stade de retour. La FIG. **195** nous présente une *onde initiale* sans stades homogènes, parce que la contraction n'embrasse qu'un petit nombre de stries. L'*onde de propagation* de la FIG. **196** est remarquable. La flèche indique la direction suivant laquelle elle parcourait la fibre. En bas, on aperçoit le stade homogène: toute trace de striation transversale y a disparu; la striation longitudinale y existe encore, mais elle a perdu toute régularité (1). La fibre présente en même temps un rétrécissement dans toute sa masse, fait déjà indiqué par ENGELMANN, et que nous attribuons comme lui au rapprochement qui s'est opéré dans les stries voisines. Au-dessus, existe l'onde de contraction proprement dite. Les stries y sont très serrées. Elle marchait sous la forme d'une courbe, à concavité dirigée en avant; cette disposition indique que la contraction est plus prononcée dans la partie médiane de la fibre. C'est à cette disposition particulière des stries qu'il faut attribuer le peu de gonflement du muscle à ce niveau. Le stade de retour, ou la période descendante de la contraction, se présente à la partie supérieure de la figure, avec toutes les particularités que nous connaissons. Dans les nombreuses préparations que nous avons parcourues, ce sont surtout des ondes de propagation que nous avons rencontrées. Les FIG. **199** et **200** présentent encore de pareilles ondes. Dans la FIG. **199** nous avons dessiné seulement le stade de retour; la partie homogène en avant de l'onde faisait défaut, probablement à cause du faible rapprochement des stries. Le rapprochement des stries est aussi peu accentué dans la FIG. **200**, surtout si l'on compare cette figure à la FIG. **196**. L'onde de contraction de la FIG. **200** est très instructive pour étudier la manière dont les stries nouvelles se joignent à la partie contractée.

L'onde de contraction ne parcourt pas nécessairement toute la fibre; elle peut se comporter de mille façons différentes. Parfois elle envahit l'élément musculaire dans toute son étendue : toutes les stries subissent alors la contraction les unes après les autres. Ailleurs elle s'éteint sur place, et les stries irritées, après un premier rapprochement, retournent au repos.

(1) Cette partie a été laissée en blanc dans la figure.

Entre ces deux extrêmes on peut observer tous les intermédiaires imaginables.

Souvent aussi l'onde ne s'étend pas à toute la largeur de la fibre, elle reste limitée à un certain nombre de mailles, et parcourt de cette façon une certaine étendue du muscle. Une seule maille, une seule trabécule même peut se contracter! L'observation de la fibre vivante est seule en état de donner une idée de la vitalité dont son réticulum est doué. A ses mouvements si multiples et si variés, on reconnaît le rôle important qu'il joue dans la vie de la fibre musculaire striée, et l'idée de considérer l'enchylème myosique comme une partie tout à fait secondaire et accessoire, une espèce de plasma nutritif, destiné à élaborer pour le réticulum les substances directement assimilables, se présente naturellement à l'esprit de l'observateur.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL.

Nous avons fait une analyse aussi complète que possible de la fibre musculaire striée, dans les différents groupes des arthropodes. Nous pouvons maintenant synthétiser ces nombreuses données, et en déduire les lois ou principes qui s'en dégagent avec évidence.

Il existe dans la partie striée du muscle deux éléments essentiellement distincts.

I.

L'un est organisé et structuré; son organisation est aussi délicate que remarquable :

1°) Il pénètre la fibre musculaire dans toute son étendue et dans toute son épaisseur, y formant une vaste charpente, un véritable réseau.

2°) Ce réseau est d'une régularité mathématique; ses mailles sont allongées et toutes égales, elles ont leur grand axe parallèle à l'axe de la fibre.

3°) Les mailles se trouvent dans toute l'épaisseur du muscle, et communiquent largement les unes avec les autres.

4°) Les différents plans sont réunis par des filaments transversaux allant de la surface de la fibre vers sa profondeur.

5°) La régularité de ce réseau est telle, que les différentes mailles d'un même plan, et toutes les mailles des différents plans sont juxtaposées régulièrement à un endroit quelconque de la fibre ; il en résulte que les filaments transversaux qui les limitent en haut et en bas se trouvent tous à un même niveau.

6°) Ces filaments forment, par leur ensemble, une ligne transversale continue à la surface du muscle, un réseau dans sa profondeur, réseau dont le plan est placé perpendiculairement à son grand axe.

7°) La hauteur de toutes les mailles est la même; le réseau transversal se répète donc à des distances régulières.

8°) Dans le sens longitudinal de la fibre, les mailles ont aussi une position régulière. Elles sont placées les unes au-dessus des autres, de sorte que les trabécules qui les limitent latéralement sont superposées dans toute la longueur de la fibre, et semblent former des filaments continus, reliés entre eux par les filaments transversaux.

9°) La substance qui constitue le réticulum musculaire offre une résistance remarquable à l'action des divers agents chimiques.

10°) Elle diffère notablement des albuminoïdes typiques et elle semble être de nature plastinienne.

11°) Elle est extensible et élastique.

II.

Le second élément est d'une nature toute différente.

1°) Il est amorphe, dépourvu de toute structure visible.

2°) Sa consistance est semi-liquide et visqueuse.

3°) Quant à sa nature chimique elle est complexe, mais il est toujours riche en myosine; c'est l'enchylème myosique.

4°) Ce second élément est uniforme dans toute sa masse, identique dans tous ces points.

5°) C'est en lui que se trouvent plongées les trabécules du réticulum plastinien.

III.

Ces deux éléments forment, à eux seuls, toute la partie striée du muscle.

IV.

Ils sont enveloppés par le sarcolemme, tantôt directement, tantôt par l'intermédiaire d'une bande de protoplasme ordinaire.

V.

Tous les autres détails que présente la fibre musculaire sont dûs aux propriétés optiques, physiques et chimiques différentes de ces deux éléments constituants, et surtout à la façon dont ces derniers se comportent, l'un à l'égard de l'autre, sous l'action des réactifs.

VI.

Le réticulum musculaire est la partie la plus importante.

1°) C'est en lui que réside la propriété qui caractérise spécialement les cellules musculaires, la contractilité; pendant la contraction, l'enchylème myosique ne fait que suivre, d'une manière toute passive, les mouvements du réticulum.

2° Il forme ainsi la partie essentielle du muscle, celle sans laquelle la fibre musculaire ne peut exister. On pourrait concevoir un élément musculaire sans myosine, mais on ne saurait admettre une fibre musculaire sans réticulum.

VII.

Cette façon de comprendre la structure musculaire identifie la fibre striée avec la cellule ordinaire. En effet on y trouve également une partie organisée ou réticulum, et une substance de remplissage ou enchylème, il n'y a de différence que dans le mode d'arrangement du premier et dans les substances qui peuvent entrer dans la constitution du second. C'est donc à bon droit que l'on a défini la fibre musculaire striée : « *une cellule ordinaire dont le réticulum s'est régularisé, et l'enchylème chargé de myosine* (1). »

Ajoutons que dans la fibre musculaire, comme dans toute cellule d'ailleurs, le réticulum forme la partie contractile, qui est le siège de tous les mouvements physiques (2). Au lieu d'affirmer avec ENGELMANN : « il ne peut y avoir de contractilité sans élément biréfringent, » nous dirons : *il ne peut y avoir de contractilité sans réticulum isotrope.*

(1) J. B. CARNOY : *Biologie cellulaire*, p. 193. — Voir plus haut, p. 318.

(2) J. B CARNOY : Ibid., p. 196.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire et au microscope de Zeiss, à la hauteur de la table.

Muscles des pattes.

PLANCHE I.

Grossissements : Fig. **1** à **3**, **5**, **6**, **8** à **12**, **17**, **19**, **21** : 1/18, 2;
Fig. **7**, **13** à **16**, **18**, **20**, **22**, **23** : 1/18, 4;
Fig. **4**, **24** à **33** : 1/12, 4.

Geotrupes stercorarius.

FIG. **1**. Fibre musculaire à l'état vivant; *bo* : bande obscure; *bc* : bande claire; *st* : strie transversale.

FIG. **1'** Même fibre à l'appareil de polarisation : la bande obscure et la bande claire sont brillantes, la strie transversale est seule inactive.

FIG. **2**. Fibre vivante mise au point, de façon à voir sa partie superficielle : la strie transversale brillante porte des granulations allongées; les fines lignes noires de la bande obscure, qui correspondent à ces granulations, sont *nos trabécules longitudinales.* Une de celles-ci, plus épaisse que les autres, traverse la bande claire en passant par une granulation de la strie transversale.

FIG. **3**. Même fibre dessinée dans une position abaissée du tube du microscope : la strie transversale est obscure et plus épaisse; les trabécules longitudinales ne sont plus visibles dans la bande obscure.

FIG. **4**. Fibre musculaire vivante; *bc* : bande claire formée par la strie transversale *st*, portant des épaississements à peine perceptibles, et par les deux disques accessoires *ad*; *bo* : bande obscure.

FIG. **4'**. Même fibre à l'appareil de polarisation : la bande obscure seule est biréfringente.

N. B. C'est par inattention que le graveur a rendu cette figure moins large que la figure 4; ces deux figures représentent la même fibre.

FIG. **5**. Partie d'une fibre musculaire fixée par l'eau bouillante et colorée par l'hématoxyline : la bande obscure est formée d'éléments indépendants, *nos bâtonnets*; la bande claire est traversée par la strie transversale garnie de ses épaississements. On voit nettement la trabécule longitudinale émerger des extrémités de chaque bâtonnet et se continuer dans le segment musculaire voisin en passant par un épaississement de la strie transversale.

FIG. **5'**. Même fibre à l'appareil de polarisation : les bâtonnets de la bande obscure et les épaississements de la strie sont seuls actifs et biréfringents.

FIG. **6**. Fibre musculaire fixée par l'eau bouillante : les bâtonnets de la bande obscure se touchent latéralement et forment une bande continue à bords crénelés.

FIG. **7**. Fibre traitée par l'eau bouillante : les bâtonnets sont très réduits; les épaississements de la strie sont volumineux; on voit nettement la trabécule longitudinale qui relie ces éléments.

FIG. **8**. Partie d'une fibre musculaire fixée par l'eau bouillante : chaque bâtonnet porte un épaississement médian, les éléments du disque accessoire sont sphériques. Aux deux extrémités, la rupture s'est faite entre la strie transversale et le disque accessoire.

FIG. **9**. Coupe microtomique d'une fibre musculaire fixée par l'eau bouillante : les bâtonnets portent un épaississement médian dont l'ensemble forme une strie de HENSEN.

FIG. **10**. Quelques bâtonnets isolés d'une fibre fixée par l'alcool.

FIG. **10'**. Fibrille isolée de la même fibre : *fibrille accidentelle*; les épaississements qui séparent les bâtonnets portent des restes de la trabécule transversale.

FIG. **11**. Fibrille isolée provenant d'un muscle fixé par l'eau bouillante : les bâtonnets ont la forme d'un biscuit.

FIG. **12**. Fibre traitée par l'eau bouillante : les bâtonnets sont séparés en deux tronçons reliés par une fine trabécule; la bande obscure paraît double : elle est traversée par une ligne claire ou strie de HENSEN.

FIG. **13**. Fibre fixée par l'eau bouillante : les bâtonnets de la bande obscure sont séparés en trois parties plus ou moins distinctes, reliées ensemble par une partie épaissie de la trabécule; la bande claire présente des disques accessoires.

FIG. **14**. Morceau d'une fibre fixée par l'eau bouillante : les disques accessoires manquent; les bâtonnets de la bande obscure sont divisés en trois parties nettement distinctes, reliées ensemble par une mince trabécule.

FIG. **15**. Fibre fixée par l'alcool : la bande obscure présente des bâtonnets homogènes et continus; les éléments des disques accessoires de la bande claire sont sphériques.

FIG. **15'**. Même fibre à l'appareil de polarisation : les bâtonnets seuls sont actifs.

FIG. **16**. Fibre analogue à celle représentée par la figure **6** : les bâtonnets fusionnés donnent une bande obscure continue; les éléments du disque accessoire sont restés indépendants.

FIG. **17**. Fibre fixée par l'eau bouillante : la bande claire fait défaut; la bande obscure occupe tout l'intervalle qui sépare deux stries voisines. On voit encore les épaississements allongés de ces dernières.

FIG. **18**. Fibre fixée par l'alcool : elle est analogue à celle de la figure **13**, mais chaque bâtonnet s'est divisé en trois parties distinctes, réunies simplement par la trabécule longitudinale.

FIG. **19**. Disque obtenu par la dissociation d'une fibre fixée par l'alcool.

FIG. **20**. Fibre fixée par l'alcool. Aux deux extrémités la division s'est faite entre le disque obscur et le disque accessoire; à la partie inférieure, un disque est sur le point de se détacher de la fibre : la séparation se fait entre le disque accessoire et la strie transversale.

FIG. **21**. Coupe transversale d'une fibre fixée par l'eau bouillante : les champs de Cohnheim sont irréguliers et limités par les trabécules transversales du réticulum musculaire.

FIG. **22**. Fibre obtenue après une digestion de 3 jours dans l'acide chlorhydrique à 4 o/oo, à la température de 38° à 42°.

FIG. **23**. Fibre, analogue à la précédente, obtenue par l'action de la potasse, après un séjour de 12 h. dans l'alcool absolu.

FIG. **24**, **25**, **26**. Trois stades différents de l'action de la potasse sur une fibre fixée au préalable par l'alcool.

FIG. **27**. Fibre soumise pendant 5 min. à l'action de l'acide formique.

FIG. **28** et **30**. Deux images obtenues par l'application du chlorure d'or, d'après la méthode de Retzius. sans l'intervention d'un acide.

FIG. **29**, **31** et **33**. Différentes images obtenues par l'application du chlorure d'or, en suivant les prescriptions de la methode de Ciaccio.

FIG. **32**. Partie d'une fibre musculaire traitée d'après la méthode de Ciaccio et obtenue par dissociation : il n'y a ici qu'une seule rangée de mailles.

PLANCHE II.

Grossissements : Fig. **34**, **35**, **41** à **53**, **64** à **68** : 1/12 4. — Fig. **37**, **40**, **60** : DD, 4. — Fig. **36**, **38**, **39**, **55** à **59**, **61** à **63** : L, 2. — Fig. **69**, **70** : 1/18, 2. — Fig. **54**, **71** à **74** : 1/18, 4.

FIG. **34**. Disque obtenu par l'application du chlorure d'or, d'après la méthode de Ciaccio. Vue de profil : les épaississements de la strie portent encore les bouts rompus des trabécules longitudinales.

FIG. **35**. Même disque vu de face : *a* bout rompu d'une trabécule longitudinale.

FIG. **36**. Disque analogue au précédent, mais dans sa partie médiane les mailles sont plus serrées, les épaississements plus volumineux; ceux-ci pourraient être pris pour la coupe de fibrilles; *a* : trabécules longitudinales rompues.

Astacus fluviatilis.

Fig. **37**. Muscle vivant, analogue à celui de la figure **2**; la partie striée est enveloppée par une large bande de protoplasme renfermant plusieurs noyaux.

FIG. **38.** Une partie du muscle précédent, dessinée à un plus fort grossissement.

FIG. **39.** Fibre analogue à celle de la figure **4.**

FIG. **40.** Muscle frais traité par la liqueur de Ripart et Petit : les trabécules de la bande obscure se sont transformées en bâtonnets.

FIG. **41** à **45**. Différents aspects observés dans les éléments de la bande obscure sur des fibres fixées par l'alcool : homogènes dans la fig. **41**, les bâtonnets présentent un épaississement médian dans les fig. **43** et **44**, et un épaississement terminal dans la fig. **42**. Ce dernier est plus accentué dans la fig. **45.**

FIG. **46** à **55.** Différents aspects des éléments de la bande obscure sur des fibres fixées par le bichromate d'ammoniaque. Les bâtonnets sont homogènes, mais de volume variable dans les fig. **46, 47** et **48**; ils présentent un épaississement médian dans les fig. **49** et **50,** un épaississement terminal dans la fig. **53,** et ils se trouvent divisés en trois parties plus ou moins distinctes dans les fig. **51** et **52.** Ils se sont scindés en cinq portions indépendantes dans la fibre reproduite par la fig. **54**. La fig. **55** présente des disques accessoires.

FIG. **49'.** Fig. **49** examinée à la lumière polarisée : les bâtonnets de la bande obscure et les épaississements de la strie sont seuls biréfringents.

FIG. **55'.** Elle représente la fig. **55** examinée à l'appareil de polarisation : les disques accessoires sont inactifs.

FIG. **56.** Portion d'une fibre traitée par la potasse à 1 o/o, après fixation par l'alcool absolu : elle ne présente plus que le réticulum plastinien.

FIG **57.** Fibre musculaire traitée à frais par le liquide digestif artificiel : réticulum identique à celui de la figure précédente; *a* : trabécule longitudinale plus épaisse que les autres; *b* : la fibre montre en cet endroit l'origine de l'aspect particulier qu'elle présente dans sa partie supérieure.

FIG. **58.** Portion d'une fibre traitée comme la précédente : les mailles sont plus larges et les trabécules plus épaisses.

FIG. **59.** Portion agrandie de la figure **60.**

FIG. **60.** Coupe transversale de deux fibres musculaires traitées par le liquide digestif artificiel : les noyaux sont appliqués contre le sarcolemme; la gaine de protoplasme de la figure **57** fait défaut.

FIG. **61.** Portion d'une fibre soumise pendant 8 heures à l'action de l'acide chlorhydrique à 1 o/o. Le réticulum plastinien est identique à celui des figures **56** et **57**; une large bande de protoplasme le sépare du sarcolemme. Ce protoplasme est finement réticulé; les noyaux qu'il renferme se sont éclaircis.

FIG. **62.** Portion d'une fibre soumise à l'action du chlorhydrate d'ammoniaque : le réseau dessiné appartient au protoplasme non différencié qui se trouve entre le sarcolemme et la partie striée du muscle. Les trois cavités marquent l'emplacement des noyaux; leur membrane seule a résisté à l'action du réactif dissolvant.

Dytiscus marginalis.

FIG. **63.** Fibre vivante de dytique : la bande obscure est traversée par une strie de Hensen, formée par l'ensemble des épaississements de toutes les trabécules longitudinales.

FIG. **64**. Fibre analogue à la précédente : la bande obscure est dépourvue de strie de HENSEN; la bande claire présente des disques accessoires.

FIG. **65** à **74**. Différents aspects des éléments de la bande obscure, après l'action des réactifs coagulants.

FIG. **71'**. Aspect de la figure **71** à la lumière polarisée : les deux tronçons des bâtonnets sont seuls anisotropes.

FIG. **74'**, Aspect de la figure **74** à la lumière polarisée : les bâtonnets seuls sont actifs.

PLANCHE III.

Grossissements : FIG. **75** à **79**, **81** à **84**, **94**, **96** à **99** : L, 2. — FIG. **85** à **93**, **95** : 1/12, 4. — FIG. **80** : L, 4.

FIG. **75**, **76** et **77**. Fibres traitées par la potasse à 1 o/o, après fixation par l'alcool : les trabécules longitudinales du réticulum plastinien présentent un épaississement de volume variable.

FIG. **78**. Fibre musculaire traitée comme les précédentes : les trabécules longitudinales sont dépourvues d'épaississement; cette figure montre le mode de production des disques sous l'action des réactifs dissolvants.

FIG. **79**. Disque obtenu par les réactifs dissolvants. Vue de face. Les trois figures étoilées qui occupent la partie central du disque sont formées par des prolongements protoplasmatiques qui partent de la fine couche de protoplasme qui entoure les noyaux.

FIG. **80**. Morceau du disque précédent, dessiné à un plus fort grossissement.

FIG. **81**. Fibre musculaire obtenue par l'application du chlorure d'or, d'après la méthode de CIACCIO.

FIG. **82**. Fibre analogue : le chlorure d'or a été appliqué d'après les prescriptions de RETZIUS.

FIG. **83** et **84**. Disques transversaux colorés par le chlorure d'or. Ces disques ont été tiraillés pendant les manipulations, c'est pourquoi le réseau y a perdu sa régularité caractéristique.

Melolontha vulgaris.

FIG. **85**, **86** et **87**. Trois aspects différents de la fibre vivante : la bande claire est pourvue de disques accessoires; les épaississements de la strie sont très variables.

FIG. **86'**. Aspect de la figure **86** à la lumière polarisée.

FIG. **89** à **95**. Différents aspects de la fibre après l'action des réactifs coagulants; les fibres représentées dans les figures **90**, **92**, **93**, **94** et **95** sont garnies de disques accessoires.

FIG. **94'**. Aspect de la figure **94** à la lumière polarisée.

FIG. **96**. Disque obtenu par les réactifs coagulants : vue de face de la bande obscure.

FIG. **97** et **98**. Fibres soumises à l'action de la potasse diluée, après fixation par l'alcool : les trabécules longitudinales portent les éléments des disques accessoires dans la figure **97**.

Hydrophilus piceus.

FIG. **99**. Aspect de la fibre vivante.

FIG. **99'**. Même fibre à l'appareil de polarisation.

PLANCHE IV.

Grossissements : Fig. **100** à **115**, **117**, **120**, **121**, **123** à **134** : L, 2. — Fig. **116**, **118**, **119** : L, 4. — Fig. **122** : DD, 4.

FIG. **100** à **106**. Fibres traitées par des réactifs coagulants : différents aspects des éléments de la bande obscure.

FIG. **104'**. Aspect de la figure **104** à la lumière polarisée.

FIG. **107**. Fibre traitée pendant 10 heures par l'acide chlorhydrique à 1 o/o : les trabécules longitudinales du réticulum plastinien portent un épaississement médian.

FIG. **108**. Fibre traitée comme la précédente : les trabécules longitudinales sont nettes et régulières; le réseau s'est séparé du sarcolemme, représenté à gauche de la figure. On voit encore sur celui-ci les restes des trabécules transversales rompues.

FIG. **109**. Réticulum plastinien, analogue à celui de la figure **107**, obtenu par la méthode de Ciaccio.

FIG. **110**. Morceau d'un disque provenant d'une fibre traitée comme la précédente.

Hydrometra palustris.

FIG. **111**. Fibre vivante.

FIG. **112**. Fibre traitée par l'alcool.

FIG. **113**. Réticulum plastinien obtenu par la digestion par la potasse diluée, après fixation par l'alcool : les trabécules de ce réticulum sont très épaisses.

Musca.

FIG. **114**. Fibre fixée par l'alcool.

FIG. **115** et **116**. Deux réticulums plastiniens obtenus par digestion.

Gryllotalpa.

FIG. **117**. Fibre fixée par l'alcool.

FIG. **118** et **119**. Deux réticulums obtenus par digestion.

Vanessa polychloros.

FIG. **120**. Fibre fixée par l'alcool : les bâtonnets de la bande obscure se sont fusionnés latéralement et ont produit une bande continue, homogène et très brillante.

FIG. **120'**. Même fibre examinée à l'appareil de polarisation.
FIG. **121**. Réticulum obtenu par digestion.

Larves de Melolontha vulgaris.

FIG. **122**. Fibre vivante après un séjour d'une 1/2 heure dans l'eau distillée.
FIG. **123**. Fibre fixée par la liqueur de MERKEL.
FIG. **124**. Réticulum obtenu par digestion dans l'acide chlorhydrique.
FIG. **125**. Disque obtenu par les réactifs dissolvants, vu de face.

Tegenaria atrica.

FIG. **126** et **127**. Fibres vivantes.
FIG. **126'** et **127'**. Mêmes fibres à la lumière polarisée.
FIG. **128**. Fibre fixée par l'alcool.
FIG. **129** à **131**. Réticulums plastiniens, après digestion par l'acide chlorhydrique.

Lithobius forficatus.

FIG. **132** et **133**. Fibres fixées par le bichromate d'ammoniaque.
FIG. **134**. Réticulum dégagé sous l'action de la potasse.

Geophilus.

FIG. **135**. Fibre fixée.
FIG. **135'**. Même fibre examinée à l'appareil de polarisation.

PLANCHE V.

Grossissements : FIG. **136** à **142**, **175**, **178** à **181**, **183** : L, 2. — FIG. **145** à **174**, **176**, **184**, **186** : L, 4. — FIG. **185** : 1/18, 4. — FIG. **177** : DD, 2. — FIG. **143**, **182** : DD, 4.

Dichelestium sturionis.

FIG. **138** à **141**. Différentes fibres obtenues par fixation à l'aide l'alcool.
FIG. **138'** et **140'**. Aspects des fig. **138** et **140** à la lumière polarisée.

Apus cancriformis.

FIG. **142**. Fibre fixée par l'alcool.

FIG. **143**. Cellules musculaires fusionnées de l'intestin d'une jeune larve d'hydrophile; *m* : début de la formation de la myosine, à mesure que le réticulum ordinaire se transforme en réticulum musculaire.

FIG. **144** Figures schématiques pour montrer l'absence de membranes entre les mailles du réticulum.

Muscles des ailes.

Hydrophilus piceus.

Fibrilles obtenues par dissociation, après un séjour de 15 heures dans l'alcool absolu.

FIG. **145**. Les disques obscurs sont homogènes, les disques clairs sont traversés par une strie assez épaisse, qui est le disque mince. Au niveau de ce dernier, la fibrille présente une légère dépression.

FIG. **146**. Fibrille un peu étirée; le disque mince fait une légère saillie des deux côtés de la fibrille.

FIG. **147**. Même fibrille dessinée dans une position déterminée du foyer : le disque mince a la forme d'un biscuit; le disque obscur est formé de deux bâtonnets distincts.

FIG. **148**. Fibrille analogue à celle de la figure **145**; le disque obscur présente une strie médiane ou strie de HENSEN.

FIG. **149**. Même fibrille, le tube du microscope étant relevé.

FIG. **150**. Fibrille un peu étirée, semblable à celle de la figure **145**.

FIG. **151**. Les disques obscurs présentent une strie terminale analogue à la strie médiane de la figure **148**.

FIG. **152**. Même fibrille, la surface étant mise au point : chaque élément du disque obscur présente un épaississement terminal; le disque mince offre trois points brillants.

FIG. **153** et **154** Deux fibrilles étirées : sur chaque disque obscur se marquent une strie médiane et deux stries terminales.

FIG. **155** Fibrille de la figure **154**, le foyer étant relevé : les éléments du disque obscur montrent un épaississement médian et des épaississements terminaux.

FIG. **156**. Le disque obscur est réduit à une bandelette étroite et homogène. La fibrille est plissée en zigzag dans sa partie inférieure; les angles de ces plis correspondent aux disques minces.

FIG. **157**. Aspect de la figure **156**, quand on relève le tube du microscope.

FIG. **158**. Fibrille très étirée : le disque clair est très haut; le disque obscur est formé de deux demi-disques, séparés par un espace clair.

FIG. **159**. Fibrille analogue à la précédente; mais le disque mince y est moins épais; il présente, de chaque côté, un disque accessoire.

FIG. **160**. Aspect de la fibrille précédente lorsqu'on relève le tube du microscope.

FIG. **161** et **162**. Deux aspects différents de la même fibrille suivant la position du foyer. Il n'existe pas de disque clair dans cette fibrille, tout l'espace situé entre deux disques minces est mat et homogène. La figure **161** à été dessinée dans la position relevée du tube du microscope; en pressant la vis l'aspect change, et l'on obtient la figure **162**.

FIG. **163**. Fibrille analogue à la précédente : le disque mince est plus épais.

Fibrilles traitées pendant 4 à 5 minutes par une solution de potasse à 10/00, après un séjour de 24 heures dans l'alcool dilué.

FIG. **164.** Les cases de la fibrille sont vides; le disque mince présente un léger épaississement au point où il rencontre la membrane externe.

FIG. **165.** Fibrille semblable, plus étirée.

FIG. **166.** Fibrille plus étirée encore.

FIG. **167.** Deux aspects de la même fibrille : à gauche, l'aspect est identique à celui de la figure précédente; à droite nous avons reproduit la même fibrille après avoir abaissé fortement le tube du microscope; le disque mince a la forme de biscuit.

FIG. **168** et **169.** La membrane fibrillaire a été rompue accidentellement à un endroit de ces fibrilles.

FIG. **170.** Cette fibrille présente un disque intermédiaire, entre deux disques minces.

FIG. **171, 172.** Deux fibrilles semblables à celles de la fig. **164,** mais les disques minces se présentent un peu obliquement dans certains endroits de la fig. **171,** et tout à fait de face dans la fig. **172.** On voit qu'ils sont pleins et que le bord y est plus épais que la partie centrale.

FIG. **173** et **174.** Deux aspects différents du disque intermédiaire (strie de Hensen), d'après la position du foyer.

FIG. **175.** Fibrille colorée à frais par une solution d'iode dans l'iodure de potassium. Le disque obscur occupe toute la case musculaire, il est coloré en jaune. A deux endroits de cette fibrille, il y a une déchirure de la membrane externe ; la substance visqueuse qui remplit les cases s'en échappe.

FIG. **176.** Quelques gouttelettes d'enchylème myosique. En A, nous avons essayé de représenter l'aspect qu'elles présentent qnand le tube du microscope est fortement relevé. On voit que la partie centrale est seule brillante, tandis que la partie périphérique est obscure; en outre, chaque gouttelette est entourée d'une auréole claire. A mesure qu'on abaisse le tube du microscope, la partie périphérique s'éclaircit, mais la zone claire qui les enveloppe s'accentue davantage; on obtient ainsi l'aspect représenté en B.

FIG. **177.** Coupe transversale à travers quelques faisceaux musculaires d'hydrophile. Chaque faisceau est nettement séparé de ses voisins par une rangée de cellules graisseuses. C'est entre ces cellules que courent les ramifications des trachées. Dans l'intérieur du faisceau, la coupe des fibrilles est vaguement indiquée. Entre les fibrilles sont éparpillés un grand nombre de noyaux.

FIG. **178** à **181.** Fibrilles d'une *Musca*, obtenues par dissociation après un séjour de 24 heures dans l'alcool dilué, puis soumises pendant 5 minutes à l'action dissolvante de la potasse à 1 o/oo. On y trouve les mêmes détails que dans les fibrilles d'hydrophile. Dans la fig. **178** on voit, de chaque côté de la fibrille, quelques granulations interfibrillaires.

FIG. **182.** Coupe transversale à travers quelques faisceaux musculaires de *Dytiscus*, après fixation par l'alcool et enrobage dans la paraffine. Chaque faisceau musculaire est entouré par une membrane ou sarcolemme; les noyaux se trouvent exclusivement sous cette dernière. A l'intérieur on voit la coupe des fibrilles.

FIG. **183.** Cellule graisseuse interfasciculaire des ailes de l'hydrophile.

Noctuela.

FIG. **184.** Fibre musculaire striée des ailes, après fixation par l'alcool. Les bâtonnets de la bande obscure présentent un léger épaississement médian. La bande claire est traversée par la strie transversale garnie de ses epaississements.

FIG. **185.** Vue de face d'un disque obtenu après 5 jours d'action de l'acide chlorhydrique à 4 o/oo, à une température de 40 degrés. Le réticulum est entièrement dégagé; les trabécules épaisses présentent un épaississement à leurs points de rencontre.

FIG. **186.** Réticulum dégagé, obtenu par l'action de l'acide chlorhydrique à 1 o/o pendant 12 heures, sur la fibre vivante : les trabécules longitudinales portent un léger épaississement.

PLANCHE VI.

Grossissements : FIG. **187** à **193**, **198**, **200** : L, 2. — FIG. **194**, **201**, **202** : DD, 4.
FIG, **197** : G, 2, —
FIG. **195**, **196**, **199** : G, 4. — FIG. **201** A et B, **202** A et B : L, 4.

Vanessa polychloros.

FIG. **187.** Fibre fixée par l'alcool. Les bâtonnets sont homogènes.

FIG. **188.** Disque obtenu par les réactifs dissolvants. Le réticulum est délicat, les mailles sont petites et serrées; l'épaississement des points de jonction des trabécules est à peine appréciable.

FIG. **189.** Fibre fixée pendant 12 heures par l'alcool, absolu puis soumise pendant 5 minutes à l'action de la potasse à 10 o/o. Le réticulum dégagé présente le même aspect que celui de la figure **186**.

Gryllotalpa.

FIG. **190.** Fibre examinée à l'état vivant. La bande obscure est homogène; la bande claire est traversée en son milieu par la strie transversale sans épaississements appréciables. De chaque côté de cette dernière, on trouve un disque accessoire, formé d'éléments solides ayant une forme rectangulaire nettement limitée.

FIG. **191.** Fibre fixée par le bichromate d'ammoniaque à 2 o/o.

FIG. **192.** Fibre fixée par l'alcool, et soumise pendant 5 minutes à l'action de la potasse à 1 o/o. Le réticulum est entièrement dégagé ; les disques accessoires n'ont pas été dissouts; leurs éléments se trouvent chacun sur une trabécule longitudinale.

FIG. **193.** Réticulum obtenu de la même façon. A la place des disques accessoires, on trouve une strie transversale plus forte et munie d'épaississements.

N. B. Les trabécules du réticulum des FIG. **186** à **193** doivent être plus prononcées, et correspondre, en épaisseur, aux trabécules transversales de la FIG. **185.** C'est par inattention que le graveur les a dissinées si délicates.

Contraction musculaire.

FIG. **194**. Onde de contraction fixée par l'acide osmique sur une larve de hanneton, puis conservée pendant 2 jours dans l'alcool concentré. L'onde véritable n'y existe plus. On y voit le retour insensible au repos de la partie contractée, et les modifications qui l'accompagnent. La flèche indique le sens suivant lequel l'onde se propageait sur cette fibre.

FIG. **195**. Onde de contraction obtenue sur le même animal en suivant la même méthode. L'onde est *initiale*, le rapprochement des stries s'y fait brusquement, mais il n'est pas assez intense pour tirailler les parties voisines.

FIG. **196**. Onde de propagation sur une larve de hanneton. Le rapprochement des stries est très intense. Au-devant de l'onde on remarque une partie où la fibre est homogène : le réticulum, tiraillé par le rapprochement des stries, y a perdu sa régularité et les stries ont disparu. Cette partie a été laissée en blanc. Derrière l'onde s'effectue le retour insensible au repos. La flèche indique la direction qu'elle suivait sur la fibre.

FIG. **196'**. Même fibre examinée à l'appareil de polarisation.

FIG. **197**. Onde de contraction fixée par l'acide chromique. Cette onde n'est pas encore complète; la fibre venait de recevoir l'excitation à la contraction quand l'acide l'a fixée.

FIG. **198** Onde de contraction, fixée par l'alcool, sur une fibre musculaire de *Geotrupes*.

FIG. **198'**. Même fibre à la lumière polarisée.

FIG. **199**. Onde de contraction sur une fibre musculaire d'hydrophile.

FIG. **199'**. Même fibre à la lumière polarisée.

FIG. **200**. Onde de contraction fixée sur une larve d'hydrophilide. Le rapprochement des stries s'y fait d'une manière brusque, de même que la fusion des disques accessoires autour de la strie transversale.

FIG. **201**. Fibre musculaire de *Lithobius* traitée pendant 15 heures par l'acide chlorhydrique à 1 o/o.

FIG. **201** A. Partie au repos de cette même fibre dessinée à un plus fort grossissement.

FIG. **201** B. Partie contractée de cette même fibre dessinée dans les mêmes conditions.

On voit, dans ces deux figures, que les trabécules longitudinales se raccourcissent en s'épaississant proportionnellement, à mesure que la contraction s'accentue.

FIG. **202**. Onde de contraction, fixée pendant 12 heures par l'alcool absolu, sur une fibre musculaire d'hydrophile, et soumise ensuite pendant 5 minutes à l'action de la potasse à 1 o/o

202 A. Partie en repos de cette fibre.

202 B. Partie contractée de la même fibre.

Ces deux dernières figures ont été prises sous un grossissement plus considérable.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉLIMINAIRES.

PREMIÈRE PARTIE.

ÉTUDE DE LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE A L'ÉTAT STATIQUE.

CHAPITRE PREMIER.

MUSCLES DES PATTES.

§ 1. *Historique.*

CHAPITRE DEUXIÈME.

MUSCLES DES AILES DES INSECTES.

§ I. *Aperçu historique.*

§ II. *Observations.*

§ III. *Interprétation et conclusions.*

DEUXIÈME PARTIE.

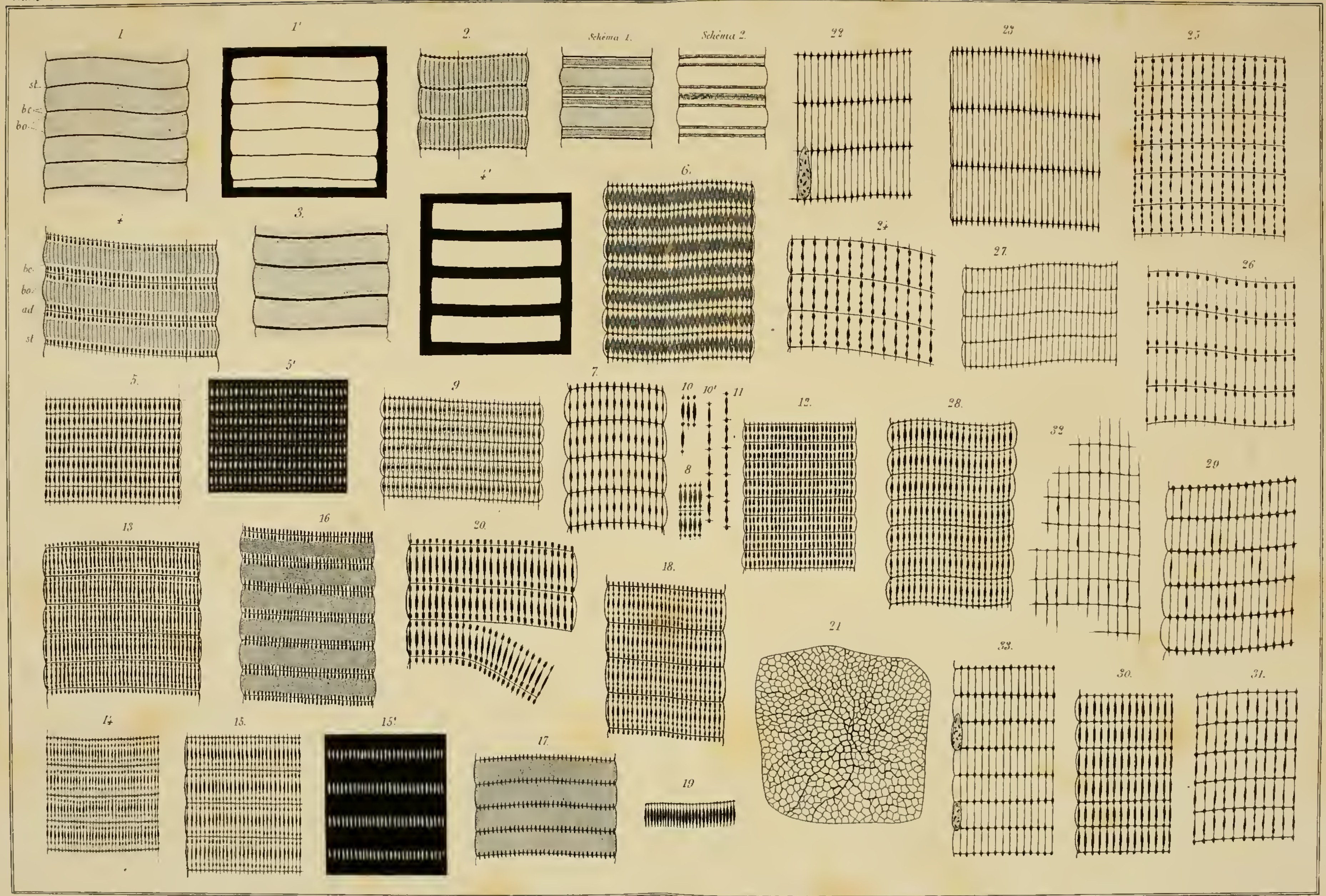
ÉTUDE DE LA FIBRE MUSCULAIRE STRIÉE A LÉTAT DYNAMIQUE.

§ I. *Historique.*

§ II. *Observations personnelles.*

§ III. *Théorie de la contraction,*

Planche 1.



A. Van Gehuchten ad nat. del.

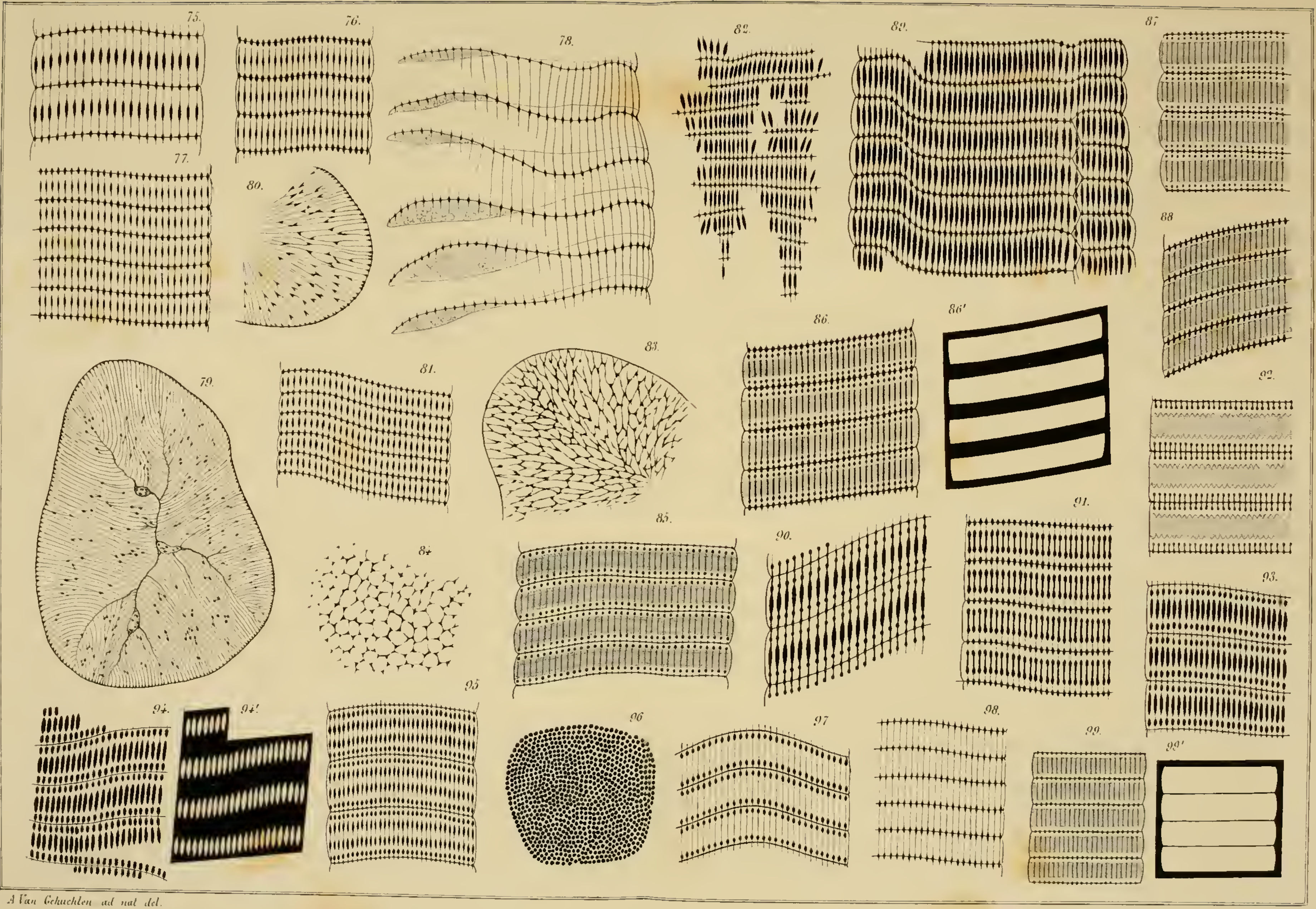
A. Joas, sculp.

Lith. Ch. Dumont à Louvain.

A. Van Gehuchten ad nat. del.

Lith. Ch. Dumont.

A. Joos sc.



A Van Gehuchten ad nat del.

Lith. Ch. Dumont.

A Joos sc.

Planche 4.

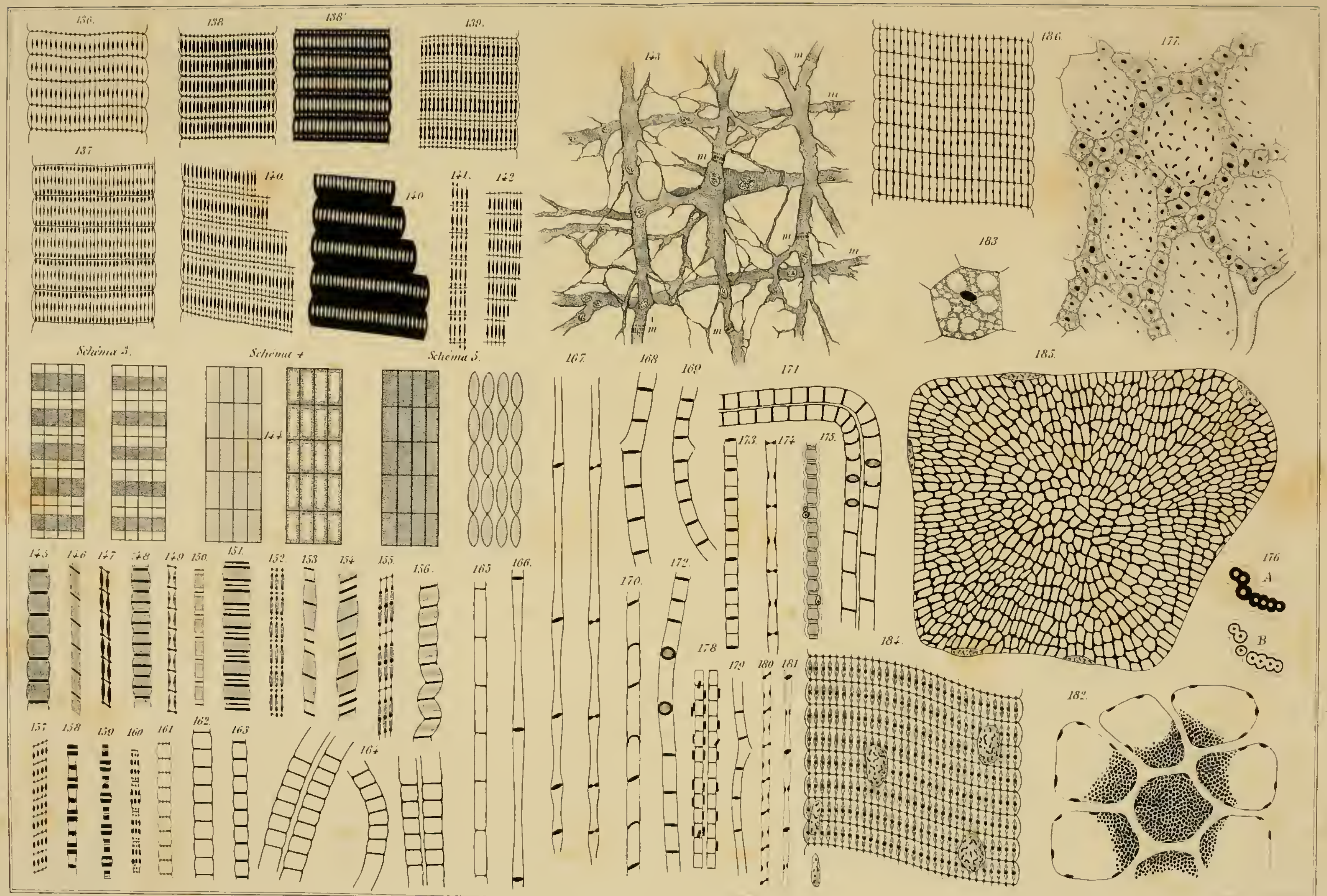
100. 101. 102. 103. 104. 104'. 105. 106. 107. 108. 109. 110. 111. 112. 113. 114. 115. 116. 117. 118. 119. 120. 120'. 121. 122. 123. 124. 125. 126. 126'. 127. 127'. 128. 129. 130. 131. 132. 133. 134. 135. 135'.

A. Van Gehuchten ad nat. del.

A. Joos sc.

Lith. Ch. Dumont à Louvain.

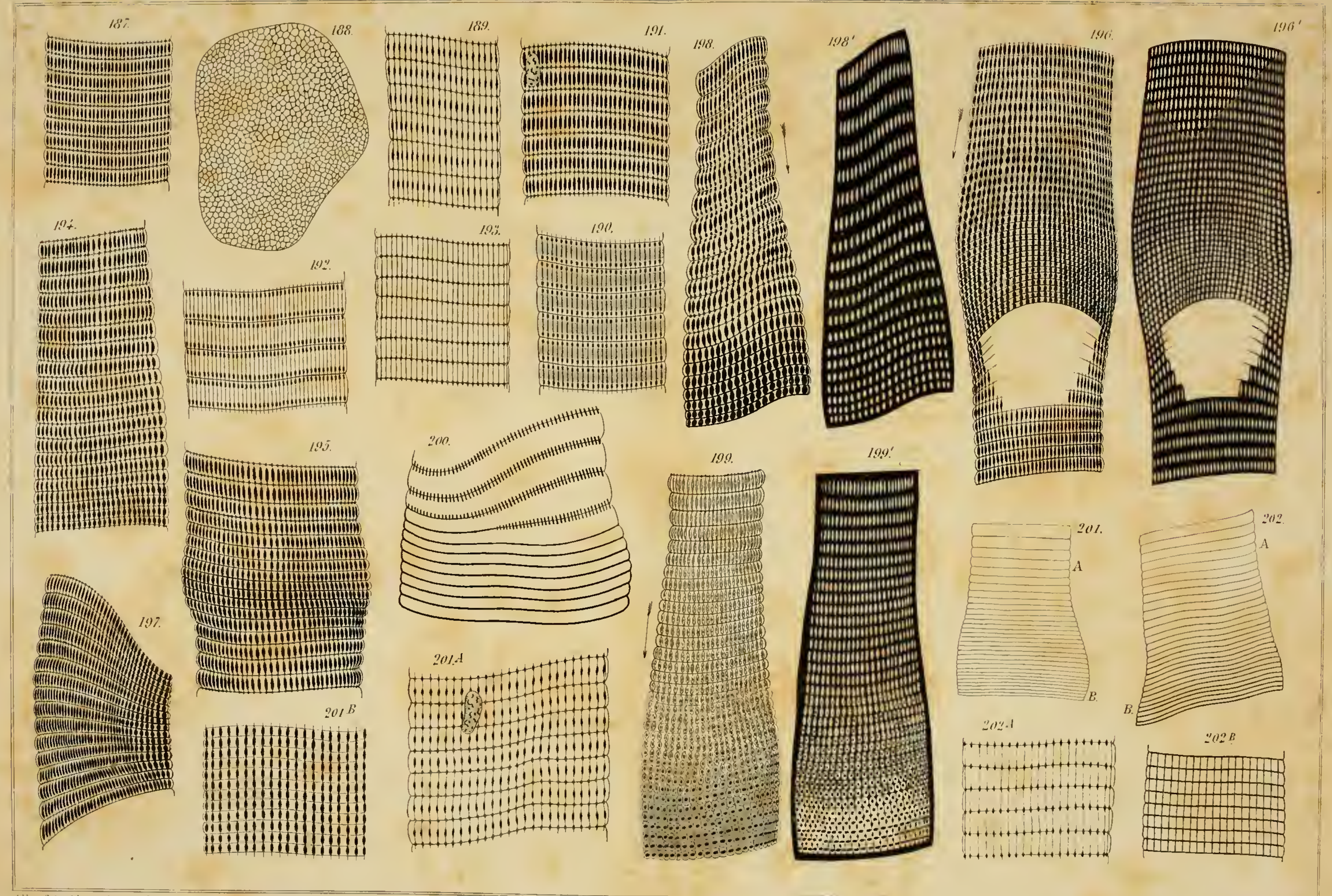
Planche 5.



A. Van Gehuchten ad nat. del.

Lith. Ch. Dumont à Louvain

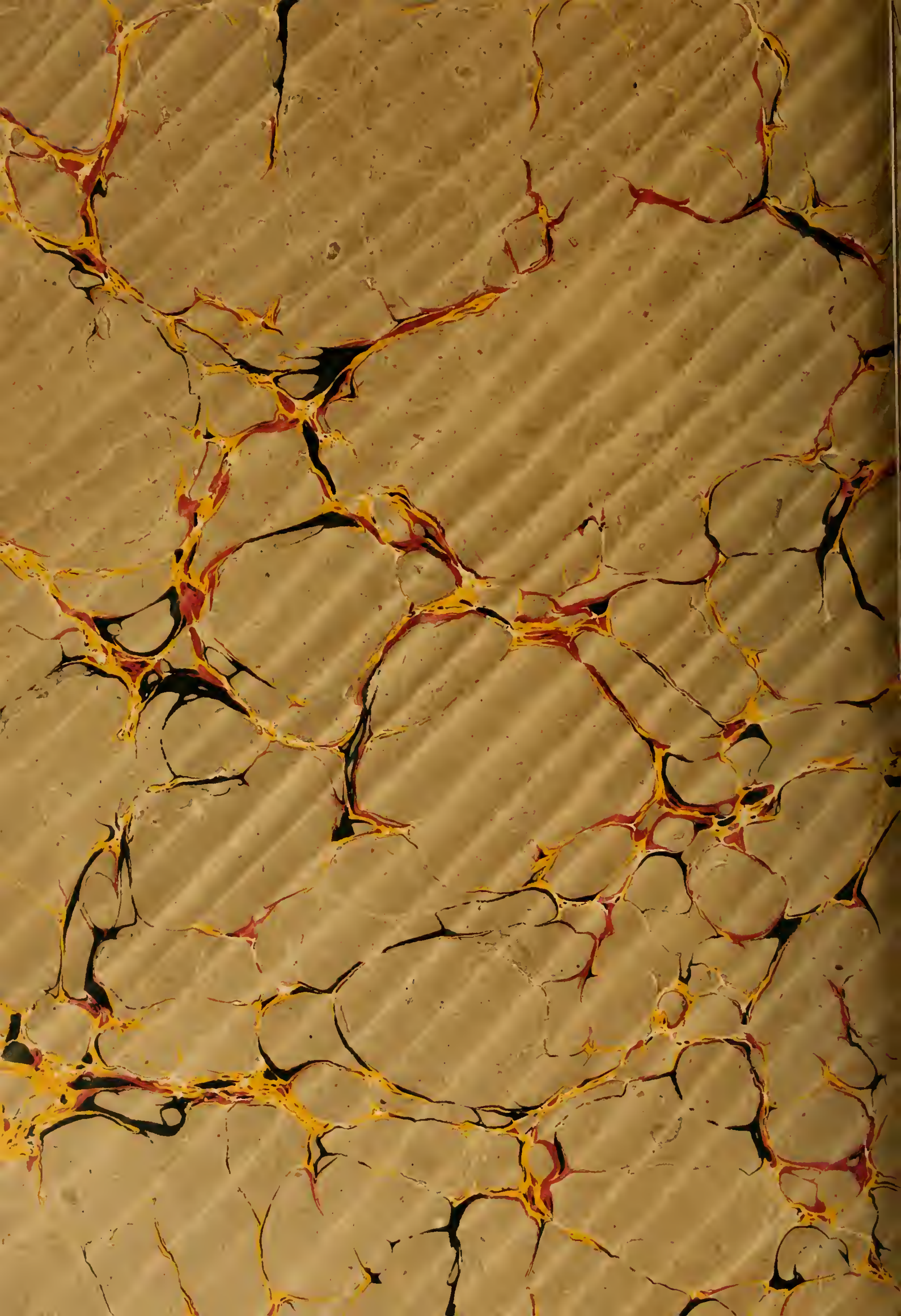
A. Joos. sc.

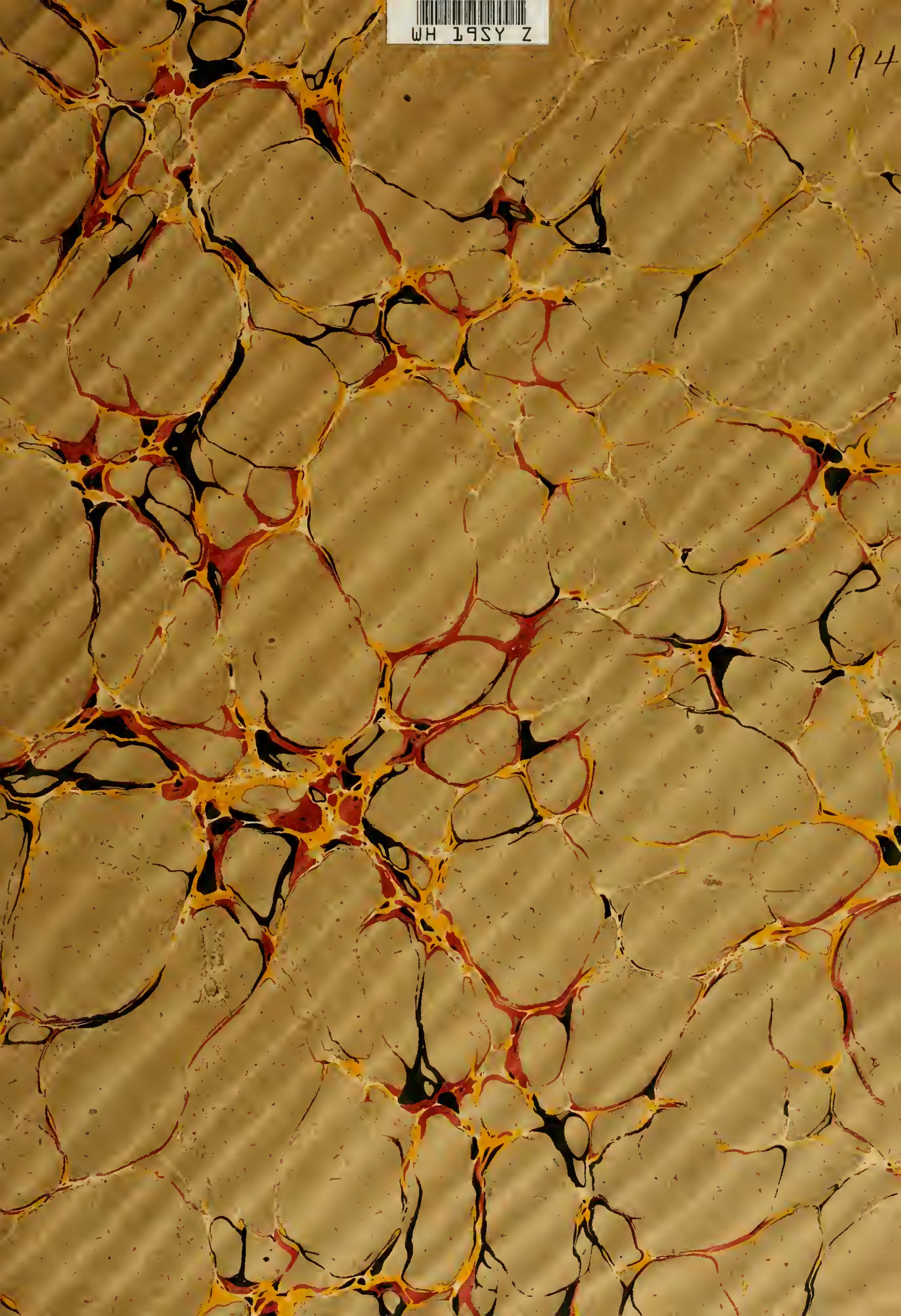


A. Van Gehuchten. ad nat. del.

A. Jons sc.

Lith. Ch. Dumont à Louvain




194

